

**UNIVERSIDAD DEL VALLE**



**ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LOS GRUPOS DE ESPECIES DEL GÉNERO  
*LACHESILLA* WESTWOOD (PSOCODEA: PSOCOMORPHA: LACHESILLIDAE)**

**OSCAR FERNANDO SAENZ MANCHOLA**

**DIRECTOR**

Ranulfo González Obando, Ph.D

Universidad del Valle

**CODIRECTOR**

Alfonso Neri García-Aldrete, Ph.D

Universidad Nacional Autónoma de México

**MAESTRÍA EN CIENCIAS – BIOLOGÍA**

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS**

Septiembre de 2016

## NOTA DE APROBACIÓN

El trabajo de investigación titulado “**ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LOS GRUPOS DE ESPECIES DEL GENERO *LACHESILLA* WESTWOOD (PSOCODEA: PSOCOMORPHA: LACHESILLIDAE)**” presentado por el estudiante **OSCAR FERNANDO SAENZ MANCHOLA** para optar por el título de Maestro en Ciencias-Biología, fue revisado por el jurado y calificado como:

Aprobado ☐ No aprobado ☐

---

Ranulfo González Obando, Ph.D.

Director

---

Alfonso Neri García Aldrete, Ph.D.

Co-director

---

José Julián Tavera Vargas, Ph. D.

Jurado

---

José Arturo Casasola González, Ph.D.

Jurado

## TABLA DE CONTENIDO

	Página
1. Resumen .....	9
2. Abstract .....	10
3. Introducción.....	11
4. Antecedentes .....	12
5. Objetivos.....	17
5.1. Objetivo general .....	17
5.2. Objetivos específicos.....	17
6. Materiales y métodos.....	17
6.1. Selección de taxones .....	17
6.2. Selección de caracteres y construcción de la matriz de datos .....	19
6.3. Análisis filogenético .....	20
7. Resultados .....	21
7.1. Caracteres y matriz de datos.....	21
7.2. Análisis filogenético.....	49
8. Discusión.....	53
8.1. Clado A .....	53
8.2. Clado B .....	55
8.2.1. Subclado BI.....	56
8.2.2. Subclado BII .....	56
8.2.3. Subclado BIII.....	58
8.3. Relaciones de los géneros de la subfamilia Lachesillinae .....	62
9. Conclusiones.....	63

<b>10. Recomendaciones.....</b>	<b>64</b>
<b>11. Agradecimientos .....</b>	<b>65</b>
<b>12. Literatura citada.....</b>	<b>66</b>
<b>13. Anexos.....</b>	<b>70</b>

## TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Caracteres morfológicos compartidos por cinco linajes del género <i>Lachesilla</i> . ..	
.....	15
<b>Tabla 2.</b> Matriz de caracteres morfológicos utilizados en el análisis de los grupos de especies del género <i>Lachesilla</i> .....	18

## FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Relaciones filogenéticas de las especies y grupos de especies del genero <i>Lachesilla</i> según Mockford (datos no publicados).....	16
<b>Figura 2-4.</b> Alas anteriores 2. <i>E. thorntoni</i> , 3. <i>N. mariateresae</i> , 4. <i>L. monticola</i> . Caracteres: C1:0-1-2; C4:0-1. ....	36
<b>Figuras 5-11.</b> Margen distal del Ala posterior, 5. <i>E. thorntoni</i> , 6. <i>L. forcepeta</i> . Pterostigma, 7. <i>L. tropica</i> , 8. <i>Waoraniella</i> sp., 9. <i>L. punctata</i> . Unión entre venas Rs y M, 10. <i>H. smithersi</i> , 11. <i>L. texcocana</i> . Caracteres: C3:0-1; C5:0-1; C6:0-1.....	37
<b>Figuras 12-17.</b> Epiproctos, 12. <i>Nadleria</i> sp. 13. <i>L. riegeli</i> , 14. <i>L. dentata</i> , 15. <i>L. centralis</i> . 16. <i>L. pereirorum</i> . Caracteres: C7:0-1; C8:0-1-2; C9:0-1; C10:0-2.....	38
<b>Figuras 18-22.</b> Paraproctos, 18. <i>H. cuzcoensis</i> , 19. <i>L. dentata</i> , 20. <i>L. curvipila</i> , 21. <i>L. newi</i> , 22. <i>L. ariasi</i> . Caracteres: C11:0-3; C12:0-1; C13:0-1; C14:1-3; C15:0-2.....	39
<b>Figuras 23-31.</b> Falosomas, 23. <i>Waoraniella</i> sp. 24. <i>Nadleria</i> sp. 25. <i>L. riegeli</i> 26. <i>L. forcepeta</i> 27. <i>L. punctata</i> 28. <i>L. rufa</i> 29. <i>L. cupressicola</i> 30. <i>L. palmicola</i> 31. <i>L. bifurcata</i> . Caracteres: C16:0-2; C17:0-1; C18:0,2; C19:0-2; C20:0-1; C21:0-1; C22:0. ....	40
<b>Figuras 32-37.</b> Claspers e Hipandrio. 32. <i>Waoraniella</i> sp., 33. <i>L. ariasi</i> 34. <i>N. mariateresae</i> 35. <i>L. curvipila</i> 36. <i>H. cuzcoensis</i> 37. <i>L. tropica</i> . Caracteres: C23:0,5; C25:1; C26:1; C28:0; C29:0-3; C30:0-4; C35:1; C36:0,1. ....	41
<b>Figuras 38-43.</b> Claspers e Hipandrio. 38. <i>L. carinata</i> 39. <i>L. pereirorum</i> 40. <i>L. rufa</i> , 41. <i>L. falcicula</i> 42. <i>L. palmicola</i> 43. <i>L. texcocana</i> . Caracteres: C23:2,4; C24:1; C27:2; C29:4,6; C30:6; C34:0,2; C35:2.....	42

<b>Figuras 44-49.</b> Clunio. 44. <i>Nadleria mariateresae</i> 45. <i>L. huitoto</i> . Brazo articular del clunio. 46. <i>Lachesilla</i> sp. 47. <i>L. punctata</i> Uña pre-tarsal. 48. <i>L. falcata</i> 49. <i>L. tlapaensis</i> . Caracteres: C39:1; C41:0; C42:0,1; C44:1; C45:0,1.....	43
<b>Figuras 50-55.</b> Placas subgenitales. 50. <i>E. thorn-toni</i> , 51. <i>H. smithersi</i> 52. <i>Nadleria</i> sp. 53. <i>L. pedicularia</i> 54. <i>L. patzunensis</i> 55. <i>L. falcata</i> . Caracteres: C46:1; C47:0-3,5; C48:0; C49:1; C50:0. ....	44
<b>Figuras 56-63.</b> Placas subgenitales. 56. <i>Lachesilla</i> . sp. 3 (Grupo Q) 57. <i>L. sulcata</i> 58. <i>L. caecilioides</i> 59. <i>L. curvipila</i> 60. <i>L. cupressicola</i> 61. <i>L. ptipticeps</i> . Proyección Laminar de la PSG. 62. <i>L. ptipticeps</i> 63. <i>L. cupressicola</i> .....	45
<b>Figuras 64-66.</b> Gonapofises y 9no esternito. 64. <i>E. thorn-toni</i> , 65. <i>Waoraniella</i> sp. 66. <i>L. bicornata</i> . Caracteres: C56:0-2.....	46
<b>Figuras 67-72.</b> Valva externa. 67. <i>L. cupressicola</i> 68. <i>L. punctata</i> 69. <i>L. patzunensis</i> 70. <i>L. palmicola</i> , 71. <i>Nadleria</i> sp. 72. <i>H. smithersi</i> . Caracteres: C57:1-4; C58:0; C59:1; C60:1. ....	47
<b>Figuras 73-77.</b> 9no esternito. 73. <i>L. texcocana</i> 74. <i>L. sulcata</i> 75. <i>Nadleria</i> sp. 76. <i>L. tropica</i> . Cabeza. 77. <i>Waoraniella</i> sp. Caracteres: C61:2; C63:0-1,3; C64:1; C65:1; C66:1; C70:0. ....	48
<b>Figura 78.</b> Consenso estricto de 40 árboles más parsimoniosos obtenido con pesos iguales (EW), las terminales corresponden con los grupos de especies. A y B indican los clados. Las flechas indican los grupos cuya monofilia no fue recuperada, las letras en rojo indican los géneros del grupo externo de la subfamilia Lachesillinae. ....	50

**Figura 79.** Consenso estricto de 5 árboles más parsimoniosos obtenido con pesos implícitos (IW). Las terminales corresponden a los grupos de especies. A y B indican los clados. I, II y III los subclados. Las letras en rojo indican los géneros del grupo externo de la subfamilia Lachesillinae .....52

**Figura 80.** Árbol de consenso obtenido con pesos implícitos ( $k=5$ ) y optimización DELTRAN. Los círculos blancos y negros corresponden a caracteres homoplásicos y cambios únicos en los estados del carácter, respectivamente. Los números sobre los círculos indican el carácter, los números bajo los círculos los estados del carácter. Los números en negrilla sobre las ramas indican los valores de soporte del clado (*Symmetric Resampling*). La letra A corresponde al clado A. La flecha indica que el cladograma continúa. ....54

**Figura 81.** Continuación del árbol de consenso obtenido con pesos implícitos ( $k=5$ ) y optimización DELTRAN. Los círculos blancos y negros corresponden a caracteres homoplásicos y cambios únicos en los estados del carácter, respectivamente. Los números sobre los círculos indican el carácter, los números bajo los círculos los estados del carácter. Los números en negrilla sobre las ramas indican los valores de soporte del clado (*Symmetric Resampling*). La letra B corresponde al clado B, los subclados corresponden con I y II. La flecha indica que el cladograma continúa.....57

**Figura 82.** Continuación del árbol de consenso estricto ( $k=5$ ) y optimización DELTRAN. Los círculos blancos y negros corresponden a caracteres homoplásicos y cambios únicos en los estados del carácter, respectivamente. Los números sobre los círculos indican el carácter, los números bajo los círculos los estados del carácter. Los números en negrilla sobre las ramas indican los valores de soporte del clado (*Symmetric Resampling*). III indica el subclado III... .....61



## 1. RESUMEN

*Lachesilla* es el género más grande de la familia Lachesillidae, cuenta con alrededor de 310 especies descritas, agrupadas fenéticamente en 20 grupos de especies. Con el objetivo de establecer las relaciones entre esos grupos, se realizó un análisis filogenético con 51 especies y 70 caracteres morfológicos, explorando las topologías más parsimoniosas bajo análisis de peso iguales (EW) e implícitos (IW). Como resultado de ambos análisis, el género *Lachesilla* no se recuperó como monofilético, dividiéndose en dos grandes clados; el clado A conformado por el grupo de especies *Pedicularia* + *Nadleria*, y el clado B conformado por los restantes 19 grupos de especies. El análisis de pesos implícitos (IW) logró una topología más corta y con mejor resolución, permitiendo establecer dentro del clado B, tres subclados con bajos valores de soporte de ramas. El subclado BI lo conformaron las especies de los grupos *Rufa* + *Corona*; el subclado BII incluye las especies de los grupos *Riegeli* + *Patzunensis* + *Forcepeta*, mientras que el subclado BIII está conformado por los grupos *Andra* + *Cerorma* + *Mexica* + *Centralis* + *Sclera* + *Simojovelensis* + *Texcocana* + *Fuscipalpis* + *Q* + *Szirackii*. Estos resultados permiten concluir que el género *Lachesilla* es parafiletico, sin embargo, los grupos de especies *Centralis*, *Corona*, *Forcepeta*, *Fuscipalpis*, *Palmera*, *Palmicola*, *Q*, *Riegeli*, *Rufa*, *Sclera* y *Texcocana* pueden ser considerados clados naturales con base en numerosas sinapomorfias. Dada la homoplasia observada de muchos de los caracteres es recomendable realizar un análisis filogenético de evidencia total, combinando caracteres morfológicos y moleculares para generar una hipótesis filogenética posiblemente más robusta y predictiva.

**Palabras clave:** Filogenia, caracteres morfológicos, grupo *Pedicularia*, Lachesillinae.

## 2. ABSTRACT

*Lachesilla* is the largest genus in the family Lachesillidae, with about 310 species, phenetically grouped in 20 species groups. With the aim of establishing the relationships between the *Lachesilla* species groups, a phylogenetic analysis with 51 species and 70 morphological characters was conducted, exploring the most parsimonious topologies under equal weights (EW) and implicit weights (IW) analyses. As a result of both analyses, *Lachesilla* was not recovered as monophyletic, and it was divided in two major clades; clade A, including the *Pedicularia* species group + *Nadleria*, and clade B, including the remaining 19 species groups. The analysis of implicit weights (IW) produced a shorter and better resolved topology, allowing to establish in Clade B three subclades with low values of branch support. Subclade BI includes *Rufa* + *Corona* species groups; subclade BII includes *Riegeli* + *Patzunensis* + *Forcepeta* species groups, while subclade BIII is conformed by *Andra* + *Cerorma* + *Mexica* + *Centralis* + *Sclera* + *Texcocana* + *Simojovelensis* + *Fuscipalpis* + *Q* + *Szirackii* species groups. These results suggest that *Lachesilla* is paraphyletic, however species groups *Centralis*, *Corona*, *Forcepeta*, *Fuscipalpis*, *Palmera*, *Palmicola*, *Q*, *Riegeli*, *Rufa*, *Sclera* and *Texcocana* can be considered natural clades based in several synapomorphies. Given the homoplasy in characters it is advisable to perform a phylogenetic analysis of total evidence combining morphological and molecular characters to generate a phylogenetic hypothesis more predictive and robust.

**Key words:** Phylogeny, morphological characters, *Pedicularia* group, Lachesillinae.

### 3. INTRODUCCION

La familia Lachesillidae Pearman, hace parte del suborden Psocomorpha (infraorden Homilopsocidea), cuenta con alrededor de 360 especies y 25 géneros clasificados en tres subfamilias, Eolachesillinae Mockford & Sullivan, Lachesillinae Mockford & Sullivan y Cyclolachesillinae Li (Mockford & Sullivan, 1986; Li, 1995, 2002). La monofilia de la familia es soportada por datos morfológicos (Lienhard 1998, Mockford & Sullivan 1986, Smither 1972, Mockford 1993, Yoshizawa 2002, García Aldrete & Mockford 2012), pero datos moleculares (Yoshizawa & Johnson, 2014), establecen una posible parafilia, donde las subfamilias Lachesillinae y Eolachesillinae son recuperadas independientemente.

La subfamilia Lachesillinae presenta ocho géneros; *Ceratolachesillus* Li, *Ectolachesilla* García Aldrete, *Hemicaecilius* Enderlein, *Nadleria* Badonnel & García Aldrete, *Homoeolachesilla* Li, *Zonolachesilla* Li, *Zangilachesilla* Li, y *Lachesilla* Westwood (Mockford & Sullivan 1986, Lienhard & Smithers 2002, Li, 2002, García Aldrete 2008), algunos de los cuales han sido discutidos por García Aldrete (2006), quien plantea la necesidad de realizar una revisión de los géneros asiáticos, debido a que su establecimiento necesita una mayor justificación taxonómica por su cercana relación con *Lachesilla*.

*Lachesilla* es el género más grande de la familia, con aproximadamente 310 especies, y la especie típica es *Lachesilla pedicularia* Linnaeus. Es considerado el de mayor diversidad de Psocodea (García Aldrete, 1999; Yoshizawa, 2002). Las especies de este género se caracterizan por ser insectos pequeños (<1,5mm), con ocelos siempre presentes, venas de las alas anteriores con setas reducidas, setas de la membrana alar restringidas al pterostigma, vena CuA1 libre, lacinia bífida, pulvillus con diente preapical, falosoma reducido a uno o dos apodemas, hipandrio generalmente con un par de procesos laterales

(claspers), paraproctos de machos con un proceso medio, epiprocto de machos generalmente con procesos o protuberancias, gonapófises reducidas a un par de valvas membranosas y IX esternito membranoso o con esclerotización variable alrededor del espermaporo (Chapman, 1930; Lienhard, 1998; García Aldrete, 1974; Smithers, 1972; Mockford, 1993).

Las especies incluidas en el género han sido clasificadas fenéticamente en 20 grupos (García Aldrete, 1974; García Aldrete & Mockford, 2011). Adicionalmente, algunas especies no descritas han sido clasificadas en el grupo *Q* (García Aldrete *com. pers.*). Debido al gran número de especies descritas recientemente y a la alta variación en la morfología de estructuras genitales y paragenitales (cláspers, falosoma, placa subgenital, gonapófises), es necesario realizar un análisis morfológico que permita establecer las relaciones filogenéticas entre las especies del género y determinar bajo un marco filogenético consistente, la validez de los grupos de especies que se han propuesto y su establecimiento acorde con la gran diversidad fenotípica del género.

En este estudio se presentan los resultados del primer análisis filogenético cladístico de las especies del género, realizado a partir de 70 caracteres morfológicos. Se presenta una hipótesis sobre las relaciones entre los grupos de especies y se determina la relación entre *Lachesilla* y los géneros de la subfamilia Lachesillinae.

#### **4. ANTECEDENTES**

La primera clasificación a nivel de especies del género *Lachesilla* fue establecida por García Aldrete (1974), quien basado en la observación de 226 especies, dividió al género en tres categorías mayores o divisiones y 18 categorías menores o grupos de especies. Los

grupos *Andra*, *Corona*, *Forcepeta*, *Kola*, *Fuscipalpis*, *Pedicularia*, *Riegeli* y *Rufa* constituidos tanto por especies descritas como no descritas y los grupos B, D, E, G, H, I, J, M, O y Q constituidos por especies no descritas, fueron diagnosticados con base en la morfología de la placa subgenital, IX esternito, gonapófises de hembras y falosoma, paraproctos, epiprocto e hipandrio de machos, mientras que las divisiones fueron establecidas con base en la morfología del falosoma y los cláspers.

La propuesta de García Aldrete (1974), ubicó en la división I a los grupos *Andra*, *Forcepeta*, *H* y *J*, cuyas especies presentaban cláspers completamente separados del hipandrio y un falosoma fusionado en una barra simple. En la división II, incluyó los grupos *B*, *Corona*, *E*, *G*, *I*, *Kola*, *M*, *Fuscipalpis*, *Q* y *Rufa*, que presentaban especies con cláspers fusionados al hipandrio y falosomas ampliamente separados formando una V. La división III la constituían los grupos *Pedicularia* y *Riegeli* que presentaban especies con cláspers unidos al hipandrio y falosoma fusionado formando una barra simple.

Posteriormente, con las descripciones de nuevas especies y basados en una revisión previa de García Aldrete (1974), García Aldrete (1976, 1981, 1982, 1983, 1985, 1986, 2009, 2010, 2011, 2014), estableció los grupo *Magnifica* (grupo *M*), *Palmicola* (grupo *G*), *Mexica* (grupo *J*), *Centralis* (grupo *E*), *Texcocana* (grupo *B*), *Patzunensis* (grupos *B-D*), *Szirakii*, *Cerorma*, *Clavicularis* y *Simojovelensis*, mientras que García Aldrete & Mockford (2011), establecieron el grupo *Sclera* (grupo *D*), antes incluido en el grupo *Patzunensis*.

Actualmente, los grupos que incluyen mayor número de especies corresponden a *Forcepeta* (96 especies), *Pedicularia* (83 especies), *Rufa* (32 especies), *Andra* (28 especies) y *Corona* (22 especies), mientras que los grupos *Cerorma*, *Clavicularis*, *Magnifica*,

*Mexicana*, *Patzunensis*, *Simojovelensis* y *Szirakii* son monoespecíficos (García Aldrete *com. pers.*). Dentro de estos grupos se pueden encontrar algunas especies significativamente distintas, lo que presupone una clasificación diferente y que solo se podrá resolver a partir de un análisis taxonómico más complejo. El grupo *Andra* por ejemplo, que incluye especies de China, fue dividido en cuatro subgrupos por Mockford & García Aldrete (2010), y en la misma propuesta se da una anotación muy puntual al hecho de que estos pueden ser concebidos como clados diferentes.

Por otro lado, Mockford (No Pub.) discute y plantea relaciones filogenéticas preliminares del género *Lachesilla*, donde, basado en la comparación con el taxón hermano y ocho caracteres genitales y paragenitales de machos (Tabla 1) estableció la existencia de cinco linajes mayores (Fig. 1).

Adicionalmente, estableció un conjunto de apomorfías que caracterizan cada linaje; donde el linaje I está conformado por especies que presentan un epiprocto con procesos dobles y de ramas alargadas, el linaje II por especies con áreas parahipandriales distinguibles y una barra ancha esclerotizada que conecta los lóbulos endofálicos laterales, el linaje III por especies con una extensión cuadrangular de la margen clunial, el linaje IV por especies con procesos corto y simétricos en el epiprocto, hipandrio esclerotizado, cláspers con dos ramas, áreas parahipandriales constreñidas y ausencia de espineretes agudos en los lóbulos medios del endofalo, el linaje V incluye especies con las regiones basal y distal de los paraproctos ampliamente unidas.

**Tabla 1.** Caracteres plesiomórficos (P) y autopomórficos (A) de linajes de *Lachesilla* propuestos por Mockford.

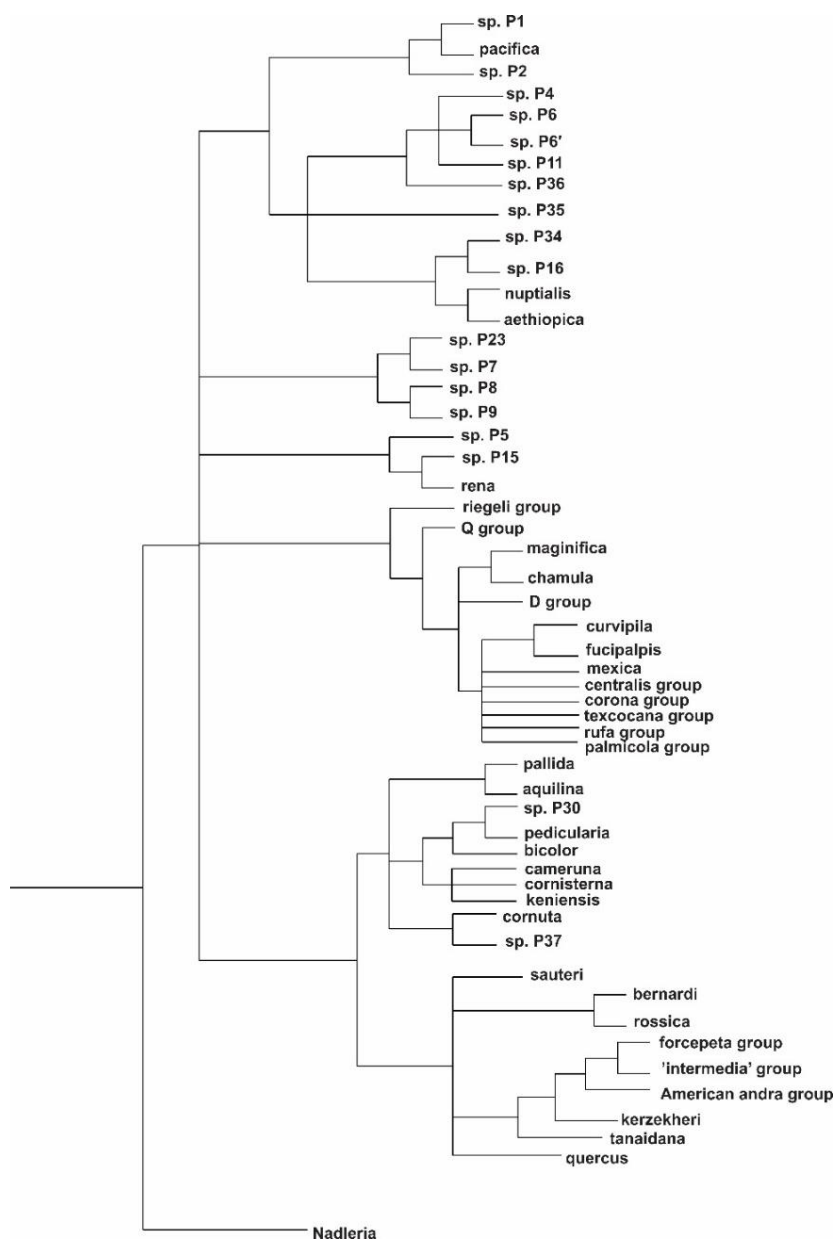
Linajes	Caracteres							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<b>I</b>	P	P	A	P	P	P	P	P
<b>II</b>	P	P	P	P	A	P	A	P
<b>III</b>	A	P	P	P	P	P	P	P
<b>IV</b>	P	P	A	A	A	A	P	P
<b>V</b>	P	P	P	P	P	A	P	A

Caracteres: 1, Área clara de la margen posterior del clunio; 2, Epiprocto con lóbulos laterales esclerotizados; 3, Epiprocto con un proceso asimétrico; 4, Hipandrio algo esclerotizado entre los cláspers; 5, Clunio con áreas para-hipandriales poco visibles; 6, Espineretes agudos en los lóbulos endofálicos; 7, Ausencia de conexión esclerotizada entre los lóbulos medios y laterales del endofalo; 8, Paraproctos con regiones basal y distal separadas.

De igual manera, Mockford (1985) basado en las estructuras genitales de machos propuso una hipótesis sobre la evolución de los caracteres genitales y planteo como taxones hermanos al par conformado por *Nadleria-Lachesilla*. En esta interpretación, señaló que los cláspers eran el resultado de la reducción y fusión de los parameros externos del falosoma con el hipandrio y que la condición plesiomórfica del falosoma correspondía con la figura del apodema en forma de “Y”, observado en las especies del grupo *Pedicularia* en *Lachesilla* y el género *Nadleria*.

A pesar del amplio estudio morfológico que se ha llevado a cabo, estas hipótesis no presentan una base filogenética y están basadas solo en comparaciones intuitivas de

caracteres morfológicos, principalmente de machos, por lo tanto es necesario establecer un compendio de caracteres informativos que permita presentar una hipótesis argumentada y soportada en los respectivos análisis sobre las relaciones entre las especies del género y a su vez con los géneros de la subfamilia.



**Figura 1.** Relaciones filogenéticas de las especies y grupos de especies del género *Lachesilla* según Mockford (datos no publicados).



## **5. OBJETIVOS**

### **5.1. General**

- Determinar las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Lachesilla* a partir de datos morfológicos.

### **5.2. Específicos**

- Elaborar una lista de caracteres morfológicos informativos para cada una de las especies representativas de los grupos y subgrupos actualmente propuestos.
- Construir una matriz básica de datos morfológicos, con los diferentes estados de los caracteres seleccionados en las diferentes especies propuestas para el análisis.
- Realizar un análisis cladístico de las especies del género *Lachesilla* y determinar la validez filogenética de grupos y subgrupos propuestos previamente para el género.
- Proponer nuevas categorías a nivel de grupos o subgrupos para el género *Lachesilla*.

## **6. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **6.1. Selección de taxones**

Para la construcción de la matriz básica de datos fueron seleccionadas 51 especies (Tabla 2), 44 de las cuales correspondieron a taxones del grupo interno pertenecientes al género *Lachesilla*. Para tener una amplia representación morfológica se seleccionaron taxones de los 20 grupos de especies establecidos por García Aldrete (1974). Los grupos *Pedicularia* y *Forcepeta* representados por cinco especies de cada uno, el grupo *Andra* con cuatro, los grupos *Riegeli*, *Rufa* y *Corona* con tres, los grupos *Palmicola*, *Fuscipalpis*, *Palmera*,

*Sclera*, *Centralis*, *Texcocana* y *Q* con dos, y los grupos monotipicos *Cerorma*, *Clavicularis*, *Simojovelensis*, *Patzunensis*, *Szirakii*, *Magnifica* y *Mexica* con uno.

Para la selección del grupo externo se tuvieron en cuenta las propuestas sobre relaciones filogenéticas de Mockford (1985), Mockford & Sullivan (1986), García Aldrete & Mockford (1997), Yoshizawa (2002) y García Aldrete (2008). El grupo externo se conformó con cinco géneros y siete especies; de la subfamilia Lachesillinae se incluyeron cinco especies correspondientes a los géneros *Ectolachesilla*, *Hemicaecilius* y *Nadleria*, de la subfamilia Eolachesillinae se incluyó una especie del género *Waoraniella* García Aldrete y de la familia Ectopsocidae se incluyó una especie del género *Ectopsocus* McLahlan.

**Tabla 2.** Listado de especies de *Lachesilla* seleccionadas de los diferentes grupos considerados para el análisis filogenético. \*Especies de los grupos externos.

Especies	Familia (Sub familia)/Grupo de spp.
* <i>Ectopsocus thorntoni</i> García Aldrete	Ectopsocidae
* <i>Waoraniella</i> sp.	Lachesillidae (Eolachesillinae)
* <i>Ectolachesilla ariasi</i> García Aldrete	
* <i>Nadleria</i> sp.	
* <i>Nadleria mariateresae</i> García Aldrete	Lachesillidae (Lachesillinae)
* <i>Hemicaecilius smithersi</i> García Aldrete, González & Carrejo	
* <i>Hemicaecilius cuzcoensis</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla punctata</i> Banks	
<i>Lachesilla falcicula</i> Badonnel	
<i>Lachesilla tehuaulensis</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Andra</i>
<i>Lachesilla dentata</i> García Aldrete & Mockford	
<i>Lachesilla centralis</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Centralis</i>
<i>Lachesilla cintalapa</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla cerorma</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Cerorma</i>
<i>Lachesilla corona</i> Chapman	
<i>Lachesilla picticeps</i> Mockford	Lachesillidae/Grupo <i>Corona</i>
<i>Lachesilla hermosa</i> García Aldrete	

<i>Lachesilla clavicularis</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Clavicularis</i>
<i>Lachesilla fuscipalpis</i> Badonnel	Lachesillidae/Grupo <i>Fuscipalpis</i>
<i>Lachesilla curvipila</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla forcepeta</i> Chapman	
<i>Lachesilla falcata</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla ariasi</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Forcepeta</i>
<i>Lachesilla carinata</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla</i> sp.	
<i>Lachesilla magnifica</i> García Adrete	Lachesillidae/Grupo <i>Magnifica</i>
<i>Lachesilla mexica</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Mexica</i>
<i>Lachesilla bicornata</i> New & Thornton	
<i>Lachesilla pereirorum</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Palmera</i>
<i>Lachesilla palmicola</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla caecilioides</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Palmicola</i>
<i>Lachesilla patzunensis</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Patzunensis</i>
<i>Lachesilla tropica</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla guayaquilensis</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Riegeli</i>
<i>Lachesilla riegeli</i> Sommerman	
<i>Lachesilla cupressicola</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla rufa</i> Walsh	Lachesillidae/Grupo <i>Rufa</i>
<i>Lachesilla newi</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla bifurcata</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla sulcata</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Sclera</i>
<i>Lachesilla simojovelensis</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Simojovelensis</i>
<i>Lachesilla szirakii</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Szirakii</i>
<i>Lachesilla monticola</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla texcocana</i> García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Texcocana</i>
<i>Lachesilla pedicularia</i> Linnaeus	
<i>Lachesilla huitoto</i> Saenz, Gonzalez & García Aldrete	Lachesillidae/Grupo <i>Pedicularia</i>
<i>Lachesilla veneper</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla xalapensis</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla tlapaensis</i> García Aldrete	
<i>Lachesilla</i> sp. 3	
<i>Lachesilla</i> sp. 7	Lachesillidae/Grupo <i>Q</i>

## 6.2. Listado de caracteres y construcción de la matriz

El listado de caracteres para las especies seleccionadas se obtuvo explorando las características morfológicas de machos y hembras. En esta revisión se consideraron

caracteres informativos de la cabeza, alas, patas, genitalia y paragenitalia de las diferentes especies. La matriz fue codificada según las comparaciones con los grupos externos, y los diferentes estados de caracteres (presencia, ausencia o multiestados) fueron catalogados mediante fotografías tomadas con una cámara Canon T5i montada en un microscopio compuesto Nikon Eclipse *Ci* y procesadas en el software Helicon Focus.

### **6.3. Análisis filogenético**

La reconstrucción filogenética se llevó a cabo utilizando el Software libre TNT 1.0 bajo un enfoque de máxima parsimonia (Goloboff *et al.*, 2008). Los caracteres fueron tratados como no aditivos (Nonadditive) y se exploraron las topologías con un análisis de pesos iguales (EW) y pesos implícitos (IW). Para este último se varió la constante de concavidad  $k$  desde uno hasta nueve, donde los valores más bajos que puede tomar la constante ( $k=1$ ) indican que los caracteres homoplásicos recibirán una mayor penalidad o tendrán menor peso (Goloboff, 1993). Ambos análisis fueron realizados usando búsquedas tradicionales (*Traditional search*) con el algoritmo *TBR* (10 repl/10 TperRp), los árboles fueron colapsados después de cada búsqueda y para enraizar las topologías se utilizó a *Ectopsocus thorntoni* de la familia Ectopsocidae, considerada por Johnson & Mockford (2003) y Yoshizawa (2002) como la familia más cercana filogenéticamente a Lachesillidae.

Los soportes fueron calculados utilizando 1000 réplicas y búsquedas tradicionales (*Traditional search*) con re-muestreo simétrico (*Symmetric Resampling*), ya que sus valores no son distorsionados por el peso de los caracteres (Goloboff *et al.*, 2003). Los caracteres ambiguos fueron optimizados en el software WINCLADA (Nixon, 2002), posteriormente el árbol resultante fue exportado y los nombres fueron editados en CorelDraw X7.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Caracteres morfológicos y matriz de datos

La hipótesis filogenética se apoya en la selección de caracteres considerados como informativos y recopilatorios de todas las posibles variantes morfológicas encontradas en los 20 grupos de especies del género y grupos externos. Se extrajeron 70 caracteres morfológicos; de los cuales 36 corresponden a caracteres genitales y paragenitales de machos, 25 corresponden a caracteres genitales, paragenitales y de la cabeza de hembras y nueve corresponden a caracteres alares y corporales compartidos. A continuación se presenta el listado de caracteres utilizados en el análisis. En las figuras como en el texto, C1, C2....C70, corresponden a los diferentes caracteres analizados, los números subsiguientes (0....7) corresponden a los estados de los caracteres:

1. Setas de alas anteriores. Presentes solo en venas (0) (Fig. 2); presente en venas, pterostigma y la mitad basal de la membrana alar (1) (Fig. 3); presente en venas y pterostigma (2) (Fig. 4). L= 3; IC= 66; IR= 50. el estado (1), es una sinapomorfía de las especies del género *Nadleria*.
2. Setas de alas anteriores. Fuertemente desarrolladas (0) (Figs. 2-3); como microsetas (1) (Fig. 4). L= 2; IC= 50; IR= 66. El estado (1) es una sinapomorfía de los géneros *Lachesilla*, *Hemicaecilius* y *Ectolachesilla* reversado (0) en el género *Nadleria*.
3. Setas en la margen apical de alas posteriores. Presentes (0) (Fig. 5); ausentes (1) (Fig. 6). L= 2; IC= 50; IR= 50. El estado (0) está presente en todas las especies del género *Hemicaecilius* y en algunas especies de *Ectopsocus*.

4. Areola postica. Presente (0) (Fig. 2); ausente (1) (Fig. 3-4). L= 1. Carácter no informativo. El estado (1) es una autapomorfía de la familia Ectopsocidae.
5. Ensanchamiento posterior del pterostigma. Reducido, poco pronunciado (0) (Fig. 7); pronunciado (1) (Figs. 8-9). L=5; IC= 20; IR= 73. El estado (1), es compartido por el género *Waoraniella* y los grupos *Rufa*, *Corona*, *Texcocana*, *Mexica*, *Simojovelensis*, *Cerorma*, Q y algunas especies del grupo *Andra*.
6. Venas Rs y M unidas por una vena transversal (0) (Fig. 10); por una distancia o un punto (1) (Fig. 11). L= 5; IC= 20; IR= 33. El estado (0) es compartido por los géneros *Waoraniella*, *Nadleria* y *Hemicaecilius* pero también se encuentra presente en *L. patzunensis* (grupo *Patzunensis*) y *L. mexicana* (grupo *Mexica*).
7. Epiprocto de machos. No bilobulado (0) (Figs. 13, 17); bilobulado (1) (Figs. 12, 15). L= 9; IC= 11; IR= 57. Carácter ambiguo, variable entre las especies de *Lachesilla*. El estado (0) lo presentan los géneros *Ectopsocus* y *Waoraniella* al igual que las especies de los grupos *Forcepeta*, *Palmera*, *Rufa*, *Andra*, *Cerorma*, *Texcocana*. El estado (1) se encuentra en los géneros *Nadleria*, *Hemicaecilius* y en las especies de los grupos *Magnifica*, *Riegeli*, *Centralis*, *Fuscipalpis*, *Mexica* y *Sclera*.
8. Epiprocto de machos. Sin procesos (0) (Figs. 15, 17); con un proceso (1) (Figs. 13, 14); con dos procesos (2) (Figs. 12, 16). L= 19; IC= 10; IR= 41. Carácter ambiguo. El estado (0) está presente en los grupos externos *Ectopsocus* y *Waoraniella*, al igual que las especies de los grupos *Centralis*, *Mexica* y *Rufa*. El estado (1) es una

sinapomorfía de la Subfamilia Lachesillinae mientras que el estado (2) está presente en *Nadleria* y numerosas especies de *Lachesilla*.

9. Proceso del epiprocto en machos. Basalmente ancho, proyectado distalmente (0) (Fig. 13); corto, simple (1) (Fig. 14); alargado, horquillado (2). L= 3; IC= 66; IR= 66. Carácter ambiguo. El estado (2), es una sinapomorfía de *L. xalapensis* y *L. tlapaensis* (grupo *Pedicularia*).
10. Procesos del epiprocto en machos. Fuertemente desarrollados y asimétricos (0) (Fig. 12); fuertemente desarrollados y simétricos (1); cortos, al menos del largo del epiprocto (2); reducidos a pequeños dentículos (3) (Fig. 16). L= 4; IC= 75; IR= 88. Carácter Ambiguo. El estado (0) es compartido por el género *Nadleria* y algunas especies del grupo *Pedicularia* (*L. veneper*). El estado (3) es una sinapomorfía de las especies de *Lachesilla* que no pertenecen al grupo *Pedicularia*.
11. Esclerotización de los paraproctos en machos. No formando dos áreas esclerotizadas (0) (Fig. 18); con áreas basal y distal bien definidas (1) (Fig. 20); con áreas unidas (2) (Figs. 19); reducida o ausente (3) (Fig. 21). L= 7; IC= 42; IR= 73. El estado (1) es una sinapomorfía de la subfamilia Lachesillinae. El estado (2) se encuentra en las especies del grupo *Andra* y *Forcepeta* (excepto *L. forcepeta* que presenta el estado (3)).
12. Área basal articular de los paraproctos de machos. Ausente (0) (Fig. 22); presente (1) (Fig. 20). L= 4; IC= 25; IR= 83. Es un carácter variable, el estado (0) es compartido por los géneros *Ectopsocus*, *Waoraniella* y *Hemicaecilius* al igual que en las especies de los grupos *Forcepeta*, *Riegeli*, *Rufa*, *Clavicularis*, *Palmera* y

- Palmicola*. El estado (1) está presente en el género *Nadleria* y las especies de los grupos *Pedicularia*, *Magnifica*, *Corona*, *Centralis*, *Fuscipalpis*, *Mexica*, *Texcocana*, *Cerorma*, *Sclera*, *Q* y *Andra*.
13. Proceso medio de paraproctos en machos. Presente (0) (Figs. 18-21); ausente (1) (Fig. 22). L= 2; IC= 50; IR= 80. El estado (1) es una sinapomorfía de las especies del grupo *Forcepeta*, compartido con *L. pedicularia* (grupo *Pedicularia*).
  14. Forma del proceso medial de los paraproctos. Espinoso (0); en forma de L (1) (Fig. 18); en forma de C (2) (Figs. 19-20); cónico (3) (Fig. 21). L= 4; IC= 75; IR= 83. Carácter ambiguo. El estado (2) es compartido por todas las especies de *Lachesilla*, excepto las especies del grupo *Forcepeta* y *L. pedicularia*. El estado (3) es una sinapomorfía de las especies del grupo *Rufa*.
  15. Desarrollo del proceso medial de los paraproctos. Muy largo, delgado (0) (Fig. 18); corto (1) (Figs. 20-21); robusto (2) (Fig. 19). L= 4; IC= 50; IR= 60. El estado (1) es una sinapomorfía de la subfamilia Lachesillinae, reversado (0) en *L. veneper* (grupo *Pedicularia*) y derivado (2) en las especies del grupo *Andra*.
  16. Desarrollo del Falosoma. Completo (0) (Fig. 23); reducido a un apodema (1) (Fig. 26); reducido a dos apodemas (2) (Fig. 29). L= 10; IC= 20; IR= 60. Carácter ambiguo. El estado (1) es una sinapomorfía de la subfamilia Lachesillinae, pero muy variable dentro de *Lachesilla*.
  17. Apodema del falosoma. Con brazos cortos (0) (Fig. 24); con brazos alargados (1) (Figs. 27-28). L= 3; IC= 33; IR= 66. Este carácter hace referencia a aquellas especies con un solo apodema, el estado (0) se encuentra en las especies de los



- grupos *Pedicularia*, *Palmera*, *Forcepeta* (excepto en *Lachesilla* sp.), en las especies *L. riegeli* y *L. tropica* del grupo *Riegeli* y en los géneros *Nadleria* y *Hemicaecilius*. El estado (1) se encuentra en las especies *L. corona* (grupo *Corona*), *L. rufa* (grupo *Rufa*) y dos especies del grupo *Andra*.
18. Forma de los Brazos largos del apodema del falosoma. No ramificados (0) (Fig. 28); bifurcados (1); con ramificaciones complejas (2) (Fig. 27). L= 3; IC= 66; IR= 66. Carácter ambiguo, solo se observa en las especies que presentan un solo apodema fálico con brazos largos. El estado (0) lo presentan las especies *L. rufa* (grupo *Rufa*), *Lachesilla* sp. (grupo *Forcepeta*), *L. cintalapa* (grupo *Cintalapa*) y *L. mexicana* (grupo *Mexica*). El estado (1) es una autapomorfía de *L. corona* (grupo *Corona*), mientras que el estado (2) es una sinapomorfía de las especies *L. punctata* y *L. dentata* (grupo *Andra*).
19. Forma de los Brazos cortos del apodema del falosoma. Simples (0) (Fig. 24); ahusados y articulados (1) (Fig. 25); membranosos (2) (Fig. 26). L= 4; IC= 50; IR= 80. El estado (0) es compartido por las especies del grupo *Pedicularia* y los géneros *Nadleria* y *Hemicaecilius* (En *H. cuzcoensis* la información correspondiente a este carácter es desconocida debido a pérdida de la estructura). El estado (1) es una sinapomorfía de *L. riegeli* y *L. tropica* (grupo *Riegeli*) al igual que de *L. ariasi* y *L. carinata* (grupo *Forcepeta*). El estado (2) es compartido por las *L. falcata* y *L. forcepeta* (grupo *Forcepeta*) y las especies del grupo *Palmera*.
20. Apodemas del falosoma. Fusionados basalmente (0) (Fig. 29); no fusionados basalmente (1) (Figs. 30-31). L= 4; IC= 25; IR= 25. Carácter ambiguo, aplica para las especies con dos apodemas fálicos. El estado (1) es una sinapomorfía del grupo

*Sclera* y es compartido por *L. tehuautlensis* (grupo *Andra*), *L. hermosa* (grupo *Corona*) y *L. palmicola* (grupo *Palmicola*).

21. Forma de los Apodemas del falosoma. No ramificados (0) (Figs. 29-30); con ramificaciones (1) (Fig. 31). L= 3; IC= 33; IR= 50. El estado (1) lo presenta *L. guayaquilensis* y es una sinapomorfía de *L. cerorma* (grupo *Cerorma*), *L. bifurcata* (grupo *Sclera*) y las especies del grupo (Q).
22. Sacos globulares del falosoma. Presentes (0) (Fig. 24); ausentes (1). L=1; IC= 100; IR= 100. El estado (0) es una sinapomorfía de las especies del grupo *Pedicularia* y el género *Nadleria*.
23. Procesos del Hipandrio. Sin procesos (0) (Fig. 32); con un proceso esclerotizado alargado (1); con un proceso esclerotizado corto (2) (Figs. 39); con dos procesos unidos basalmente (3); con dos procesos separados (4) (Fig. 38); con una proyección subtriangular basalmente muy ancha (5) (Fig. 35). L= 25; IC= 20; IR= 0. Carácter altamente Homoplásico. El estado (3) es una autapomorfía de *Lachesilla* sp. (grupo *Forcepeta*).
24. Hendidura meso-caudal del Hipandrio. Ausente (0); presente (1) (Fig. 38). L= 9; IC= 11; IR= 27. Es un carácter con alta homoplasia. El estado (1) es recuperado como una sinapomorfía de *L. cerorma* (grupo *Cerorma*), *L. sulcata* y *L. bifurcata* (grupo *Sclera*).
25. Grado de esclerotización de la margen posterior del hipandrio. No esclerotizado (0); bien esclerotizado (1) (Fig. 40). L= 8; IC= 12; IR= 53. Carácter ambiguo, variable en *Lachesilla*. El estado (1) es una sinapomorfía homoplásica que soporta

- los grupos *Magnifica*, *Riegeli*, *Cerorma*, *Mexica*, *Fuscipalpis* y *Centralis*, además es compartido con dos especies del grupo *Rufa*, *L. tehuautlensis* (grupo *Andra*) y *L. bifurcata* (grupo *Centralis*).
26. Grado de esclerotización del octavo esternito de machos. Membranoso (0); esclerotizado (1) (Fig. 35). L= 9; IC= 11; IR= 52. Carácter homoplásico, el estado (0) es una sinapomorfía del grupo *Pedicularia* y el género *Nadleria*, pero compartido con *L. clavicularis* (grupo *Clavicularis*), *L. magnifica* (grupo *Magnifica*), *L. pereirorum* (grupo *Palmera*), *L. tropica* y *L. guayaquilensis* (grupo *Riegeli*), *L. falcata* y *L. forcepeta* (grupo *Forcepeta*) y en las especies del grupo *Andra* menos *L. tehuautlensis*.
27. Grado de fusión entre hipandrio y 8vo esternito. Ausente (0) (Fig. 34); parcialmente fusionado (1); completamente fusionado (2) (Fig. 43). L= 19; IC= 10; IR= 43. Carácter ambiguo, con alta homoplasia. El estado (0) es compartido por las especies del grupo *Pedicularia* y del género *Nadleria*, al igual que especies de los grupos *Clavicularis*, *Magnifica*, *Palmera*, *Palmicola*, *Cerorma*, *Andra* (menos *L. tehuautlensis*) y en algunas especies de los grupos *Riegeli* y *Forcepeta*. El estado (2) es compartido por varias especies de *Lachesilla* y el grupo externo *E. thornstoni*.
28. Cláspers. Ausentes (0) (Fig. 32); presentes (1). L=1; IC= 100; IR= 100. Es una sinapomorfía de la subfamilia *Lachesillinae*.
29. Forma del esclerito basal de los cláspers. Tipo P-H (Ovalado, ancho) (0) (Fig. 34); tipo F (Subrectangular, ancho) (1) (Fig. 33); tipo *Riegeli* (Subrectangular,

- alargado) (2) (Fig. 37) Tipo *Fuscipalpis* (delgado) (3) (Fig. 35); tipo *Rufa* (redondeado) (4) (Fig. 40); Reducidos/No diferenciables del cuerpo del hipandrio (5) (Fig. 41). L= 26; IC= 19; IR= 72. Carácter ambiguo, el estado (0) es compartido por las especies del grupo *Pedicularia* y los géneros *Nadleria* y *Hemicaecilius*. El estado (5) se presenta en *L. magnifica* (grupo *Magnifica*), *L. palmicola* (grupo *Palmicola*), *L. cerorma* (grupo *Cerorma*), *L. mexica* (grupo *Mexica*), dos especies del grupo *Andra* (*L. falcicula*, *L. tehuautlensis*), dos especies del grupo *Corona* (*L. hermosa*, *L. picticeps*) y en el grupo *Texcocana*.
30. Proceso distal de los cláspers. Tipo P (corto) (0) (Fig. 34); tipo H (largo, delgado) (1) (Fig. 36); tipo F-A (Largo, robusto) (2) (Fig. 33); tipo *Fuscipalpis* (3) (Fig. 35); tipo *Riegeli* (4) (Fig. 37); tipo *Rufa* (5); reducidos a lóbulos (6) (Fig. 42). L= 32; IC= 18; IR= 67. Carácter ambiguo, variable entre las especies de la subfamilia Lachesillinae.
31. Proceso adicional de los cláspers. Ausente (0); presente mesalmente, ancho (1); presente distalmente, estilizado (2). L= 3; IC= 66; IR= 50. El estado (0) es una sinapomorfía de las especies *L. xalapensis* y *L. tlapaensis* compartida con otras especies del grupo *Pedicularia* de las regiones Palearctica y asiática.
32. Cláspers. Fusionados en la margen latero-distal al Hipandrio (0) (Fig. 34); fusionados lateralmente al hipandrio (1) (Fig. 39); fusionados apicalmente al Hipandrio (2) (Fig. 42); no fusionados (3) (Fig. 38). L= 13; IC= 23; IR= 69. Carácter ambiguo. El estado (3) es una homoplasia compartida por las especies del grupo *Forcepeta* y las especies de los grupos *Fuscipalpis*, *Palmera* y *Clavicularis*,

- además de *L. newi* (grupo *Rufa*), *L. tropica* y *L. guayaquilensis* (grupo *Riegeli*) y dos especies del grupo *Andra* (*L. punctata* y *L. dentata*).
33. Cláspers. Fusionados entre sí (0) (Fig. 34); no fusionados entre sí (1). L= 1; IC=100; IR=100. El estado (0) es una sinapomorfía del género *Nadleria* y dos especies del grupo *Pedicularia* (*L. huitoto* y *L. veneper*).
  34. Forma de los Lóbulos apicales del Hipandrio. Estilizados, alargados (0) (Fig. 43); robustos (1); fuertemente reducidos (2) (Fig. 41). L=4; IC=50; IR= 50. Carácter ambiguo, el estado (0) es una reversión presente en los grupos *Texcocana* y *Sclera*.
  35. Forma de la Región del Hipandrio entre los cláspers. Reducida (0) (Fig. 36); formando una región subrectangular estrecha (1) (Fig. 37); reducida a una banda estrecha (2); en una amplia placa (3) (Fig. 43). L= 10; IC= 30; IR= 72. El estado (0) es una característica compartida por las especies del grupo *Pedicularia* y los géneros *Hemicaecilius* y *Nadleria*.
  36. Cresta basal de los cláspers. Presente (0) (Fig. 36); ausente (1). L= 2; IC= 50; IR= 90. El estado (0) es compartido por las especies de los grupos *Pedicularia* y los géneros *Nadleria* y *Hemicaecilius*, al igual que las especies del grupo *Q* (paralelismo?).
  37. Peine clunial. Presente (0); Ausente (1). L= 1, es un carácter no informativo.
  38. Forma de la margen posterior del clunio. Proyectado caudalmente (0) (Fig. 44); no proyectado (1). L= 3; IC= 33; IR= 85. El estado (0) es compartido por las especies del grupo *Pedicularia* y el género *Nadleria*, apareciendo paralelamente en los grupos *Riegeli* y *Rufa*

39. Proceso clunial. Ausente (0); con un proceso bien desarrollado (1) (Fig. 45); con un proceso reducido (2); con dos procesos (3). L= 7; IC= 42; IR= 0. Carácter ambiguo, variable en las especies del grupo *Pedicularia*.
40. Grado de esclerotización de los procesos del clunio. Bien Esclerotizados (0) (Fig. 45); membranosos (1). L= 1. Carácter no informativo.
41. Apófises esclerotizadas caudo-laterales del clunio. Presentes (0) (Fig. 44); ausentes (1). L= 2; IC= 50; IR= 66. El estado (0) es un paralelismo presente en *Waoraniella* (*Waoraniellinii*), *Nadleria* y *L. veneper* (grupo *Pedicularia*)
42. Brazo articular del clunio. Ausente (0) (Fig. 46); presente (1) (Fig. 47). L= 3; CI= 33; IR= 90. El estado (1) está presente en *Nadleria* y en varios grupos y especies de Lachesilla.
43. Pulvilo. Esclerotizado (0); membranoso (1). L=1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía de la subfamilia Lachesillinae.
44. Diente pre-apical de t2. Ausente (0); presente (1) (Fig. 48). L= 1. Es un carácter no informativo.
45. Pulvilo. Estilizado (0) (Fig. 49); ancho (1) (Fig. 48). L= 2; IC= 50; IR= 80. El estado (0) es una sinapomorfía de la subfamilia Lachesillinae.
46. Área subyacente de la placa subgenital (PSG). Ausente (0); presente (1) (Fig. 54). L= 3; IC= 33; IR= 90. El estado (1) es compartido por las especies de los grupos *Riegeli*, *Patzunensi* y *Rufa*, además es considerado una sinapomorfía de las especies de los grupos *Andra*, *Centralis*, *Fuscipalpis*, *Mexica*, *Texcocana*, *Simojovelensis*, *Sclera* y *Q*.

47. Forma de la margen posterior de la PSG. Con dos lóbulos membranosos (0) (Fig. 50); con dos lóbulos esclerotizados (1) (Fig. 51); con un lóbulo simple (2) (Fig. 52); Con un lóbulo hendido en la margen posterior (3) (Fig. 54); con una profunda hendidura (4) (Fig. 56); sin lóbulos (5) (Fig. 53). L= 38; IC= 13; IR= 47. Es un carácter ambiguo y homoplasico, variable entre las especies y grupos de *Lachesilla*.
48. Setas en lóbulos de la PSG. Presentes (0) (Fig. 50); ausentes (1) (Fig. 51, 57). L= 2; IC= 50; IR= 90. El estado (1) es una sinapomorfía de *Hemicaecilius* y varias especies y grupos de especies de *Lachesilla*, pero reversado (0) en *L. carinata*, *L. forcepeta* y *L. falcata* (grupo *Forcepeta*).
49. Proyeccion ventral de la PSG. Ausente (0) (Fig. 57); presente (1) (Fig. 55). L= 6; IC= 16; IR= 76. Carácter ambiguo. El estado (1) es una sinapomorfía de los grupos *Palmera*, *Szirakii*, *Palmicola*, *Rufa*, *Corona*, *Riegeli*, *Patzunensis*, *Forcepeta*, *Simojovelensis*, *Sclera* y de *L. falcicula* y *L. tehuautlensis* (grupo *Andra*), pero reversado en las especies de los grupos *Magnifica*, *Centralis*, *Fuscipalpis*, *Mexica*, *Texcocana*, *Q* y en *L. punctata* (grupo *Andra*).
50. Área marginal caudal de la PSG. Fuertemente esclerotizada (0) (Fig. 51); membranosa (1). L=1, el carácter no es informativo y el estado (0) es una autapomorfía del género *Hemicaecilius*,
51. Sulco mesal en la PSG. Ausente (0); presente (1) (Fig. 58). L= 3; IC= 33; IR= 50. El estado (1) es compartido por las especies de los grupos *Palmicola* y *Sclera*, además de *L. curvipila* (grupo *Fuscipalpis*).

52. Proyección laminar de la PSG. Ausente (0); presente (1) (Figs. 60-63). L= 1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía de las especies de los grupos *Rufa* y *Corona*.
53. Forma de la proyección laminar de la PSG. Angosta, no horquillada (0); ensanchada, no horquillada (1) (Fig. 61); ensanchada y con ápice horquillado (2) (Fig. 60). L= 3; IC= 66; IR= 66. El estado (2) es una sinapomorfía de las especies del grupo *Rufa*.
54. Setas en la proyección laminar de la PSG. Ausentes (0) (Fig. 62); presentes (1) (Fig. 63). L= 1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía de *L. rufa* y *L. cupressicola* del grupo *Rufa*.
55. Densidad de setas en la PSG. Uniformemente distribuidas por toda la placa (0); concentradas en algunas regiones laterales (1) (Fig. 55). L= 2; IC= 50; IR= 50. El estado (1) es compartido por *L. caecilioides* (grupo *Palmicola*) y dos especies del grupo *Andra* (*L. punctata* y *L. dentata*).
56. Numero de valvas en la Gonapófises. Con tres pares (0) (Fig. 64); con dos pares (1) (Fig. 65); con un par (2) (Fig. 66). L= 2; IC= 100; IR= 100. El estado (2) es una sinapomorfía de la subfamilia Lachesillinae.
57. Forma de las valvas externas (V. E). Bien desarrolladas, con ápice redondeado (0); ahusado (1) (Fig. 67); ovaladas (2) (Fig. 69); vestigiales (3) (Fig. 68); cortas, redondeadas (4) (Fig. 70). L= 7; IC= 57; IR= 81. El estado (2) es una sinapomorfía de las especies de los grupos *Riegeli*, *Patzunensis* y *Forcepeta*. El estado (3) es una



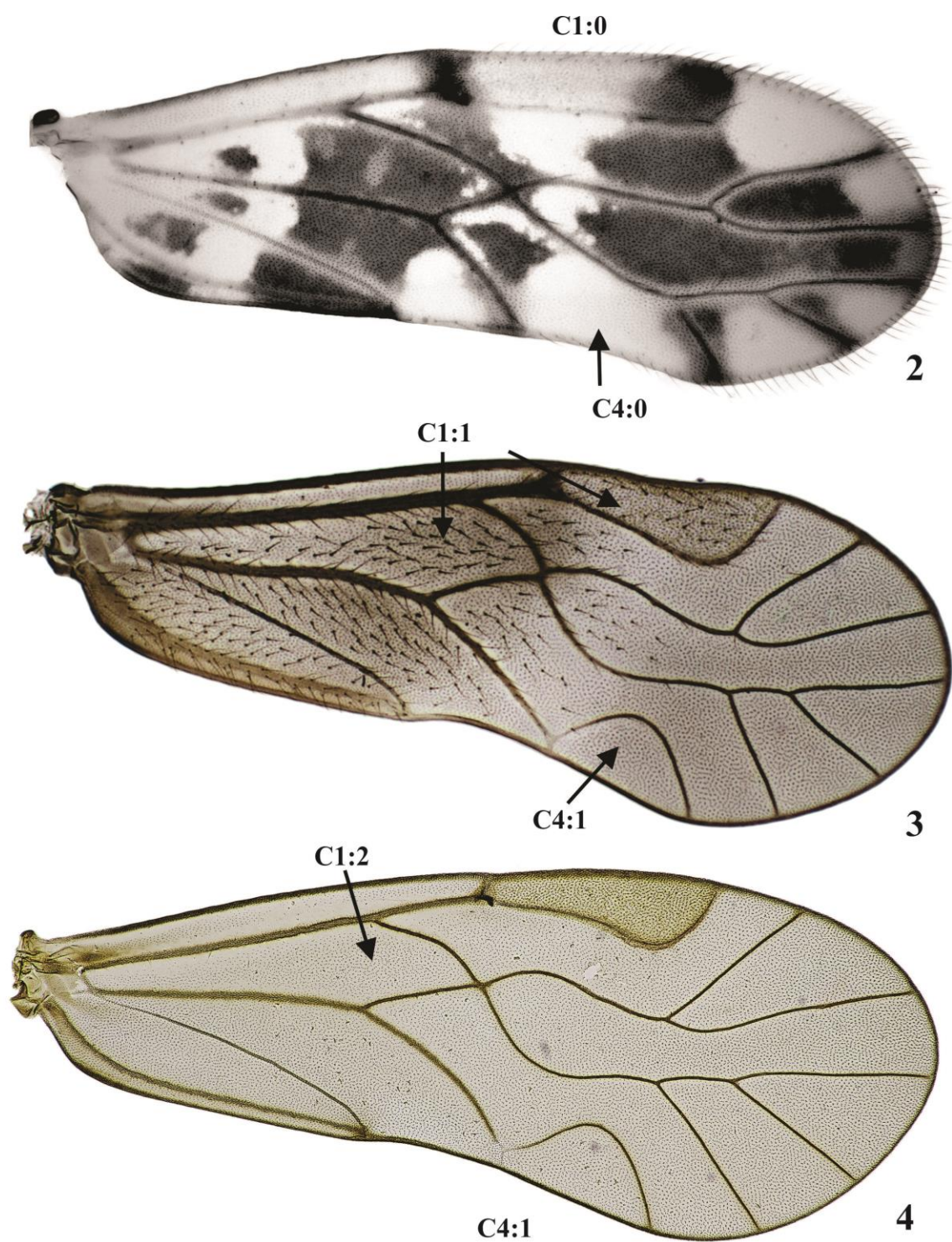
- sinapomorfía de *L. punctata* y *L. dentata* (grupo *Andra*). El estado (5) es una sinapomorfía de las especies del grupo *Palmicola*.
58. Ensanchamiento distal de las V. E. Presente (0) (Fig. 71); ausente (1). L=1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía del género *Nadleria*.
59. Grado de esclerotización de las V. E. Membranosas (0); fuertemente esclerotizadas (1) (Fig. 72). L= 1. Este carácter es considerado no informativo, pero es una sinapomorfía de las especies del género *Hemicaecilius*.
60. Proyección latero-distal de las V. E. Ausente (0); presente (1) (Figs. 67, 71). L= 6; IC= 16; IR= 54. Carácter ambiguo, homoplasico. El estado (1) es compartido por el género *Nadleria* y los grupos *Szirakii*, *Rufa*, *Simojovelensis*, *Sclera*, *Q* y *L. hermosa* (grupo *Corona*).
61. Banda basal esclerotizada de las V. E. Ausente (0); presente en la margen dorsal (1); presente en la margen ventral (2) (Fig. 73). L= 3; IC= 66; IR= 66. El estado (1) es una autapomorfía del género *Ectolachesilla*, mientras que el estado (2) es una sinapomorfía de las especies del grupo *Texcocana*.
62. Grado de desarrollo de las setas en las V. E. pequeñas a medianas (0); fuertemente desarrolladas (1) (Fig. 70). L= 1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía de las especies del grupo *Palmicola*.
63. Grado de esclerotización del 9no esternito. Ausente o poco desarrollada (0); formando una banda transversal (1) (Fig. 75); en una amplia placa (2); como un anillo irregular alrededor del espermaporo (3) (Fig. 74). L= 14; IC= 21; IR= 73. El estado (1) es una sinapomorfía del género *Nadleria* y las especies del grupo

*Pedicularia* (menos *L. pedicularia*). El estado (3) es una sinapomorfía de las especies de los grupos *Sclera* y *Simojovelensis*.

64. Proyección basal del 9no esternito. Ausente (0); presente (1) (Fig. 74). L= 8; IC= 12; IR= 66. Carácter ambiguo. El estado (1) originado independiente en varias especies y grupos de especies del género *Lachesilla*.
65. Esclerotización del espermaporo. Ausente (0); presente (1) (Fig. 76). L= 4; IC= 25; IR= 17. El estado (1) es una sinapomorfía de los géneros *Hemicaecilius* y *Lachesilla*, reversado al estado (0) en las especies *L. xalapensis*, *L. tlapaensis* (grupo *Pedicularia*), en el género *Nadleria* y en *L. forcepeta* (Grupo *Forcepeta*).
66. Proyecciones esclerotizadas de la margen basal del 9no esternito. Ausentes (0); presentes (1) (Fig. 76). L= 4; IC= 25; IR= 40. El estado (1) se ha originado independientemente en las especies de los grupos *Q*, al igual que en *L. mexica* (grupo *Mexica*), *L. rufa* (grupo *Rufa*), *L. tropica* y *L. guayaquilensis* (grupo *Riegeli*).
67. Forma de la margen distal del 9no esternito. Redondeado, (0); proyectado lateralmente (1). L= 1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía compartida por las especies del grupo *Q* y *L. dentata* y *L. punctata* del grupo *Andra*.
68. Procesos esclerotizados antero-laterales del 9no esternito. Ausentes (0); Presentes (1). L= 1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía presente en todas las especies del grupo *Q*.

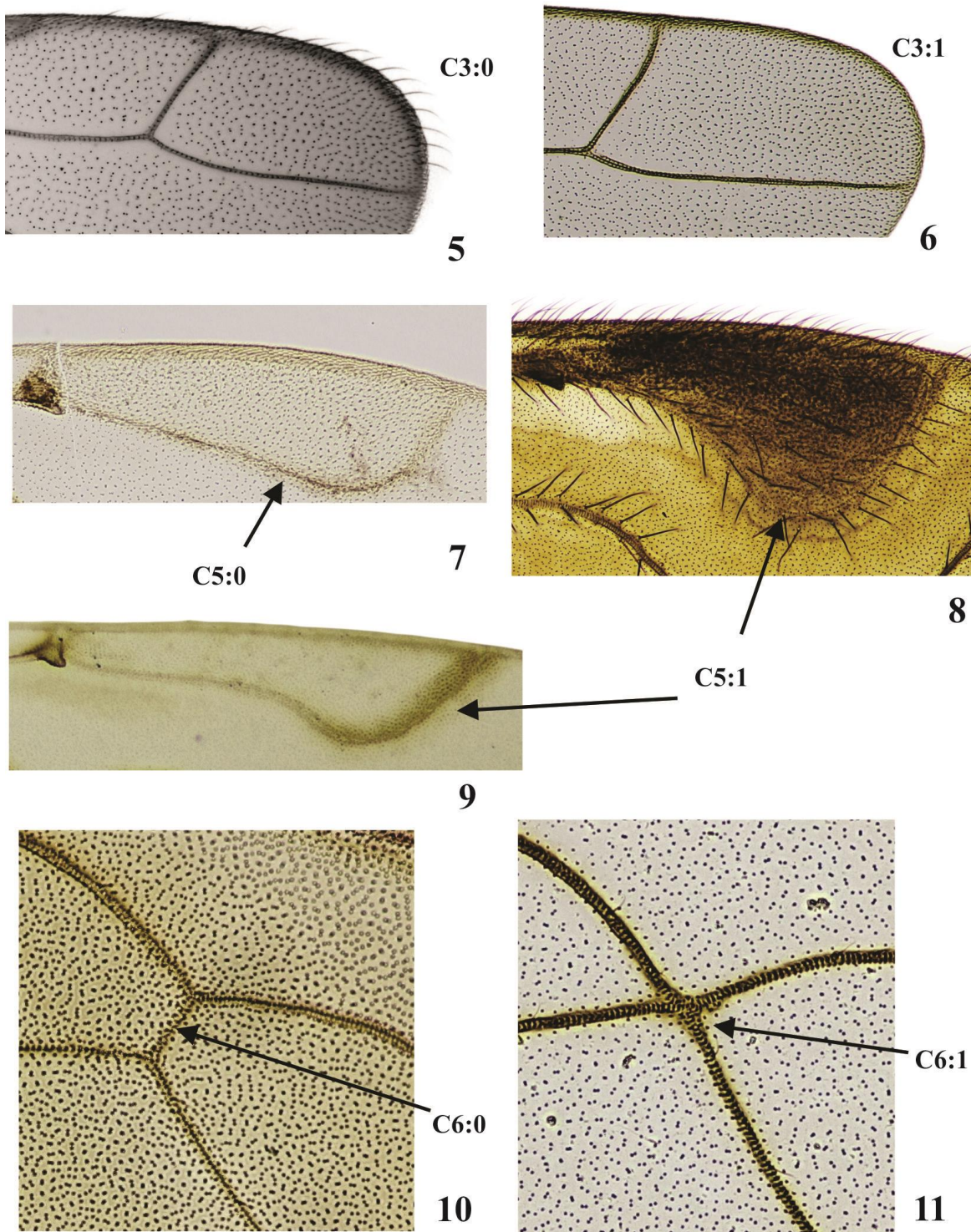
69. Placa membranosa adyacente del 9no esternito. Ausente (0); presente (1). L= 1; IC= 100; IR= 100. El estado (1) es una sinapomorfía presente en todas las especies del grupo *Q*.
70. Vertex de la cabeza de hembras. Prominente (0) (Fig. 77); recto o casi recto (1). L= 2; IC= 50; IR= 50. El estado (1) es compartido por todas las especies del género *Lachesilla*, al igual que de *Ectolachesilla* y *Hemicaecilius*. El estado (0) es compartido por los géneros *Waoraniella* y *Nadleria*.

Todos los caracteres fueron codificados en una matriz de datos (Anexo 1) con 3570 celdas, de estas, 290 (8%) fueron de datos faltantes, mientras que 403 (11%) correspondieron a datos inaplicables, para un total de ambigüedad del 19%. En algunas especies la ambigüedad supero el 50%, esto debido a que estuvieron representadas solo por machos o hembras, como es el caso de *Ectolachesilla ariasi*, *Hemicaecilius cuzcoensis*, *Lachesilla caecilioides*, *Lachesilla patzunensis*, *Lachesilla szirakii*, *Lachesilla simojovelensis*, *Lachesilla cerorma*, *Lachesilla clavicularis* y *Lachesilla* sp.

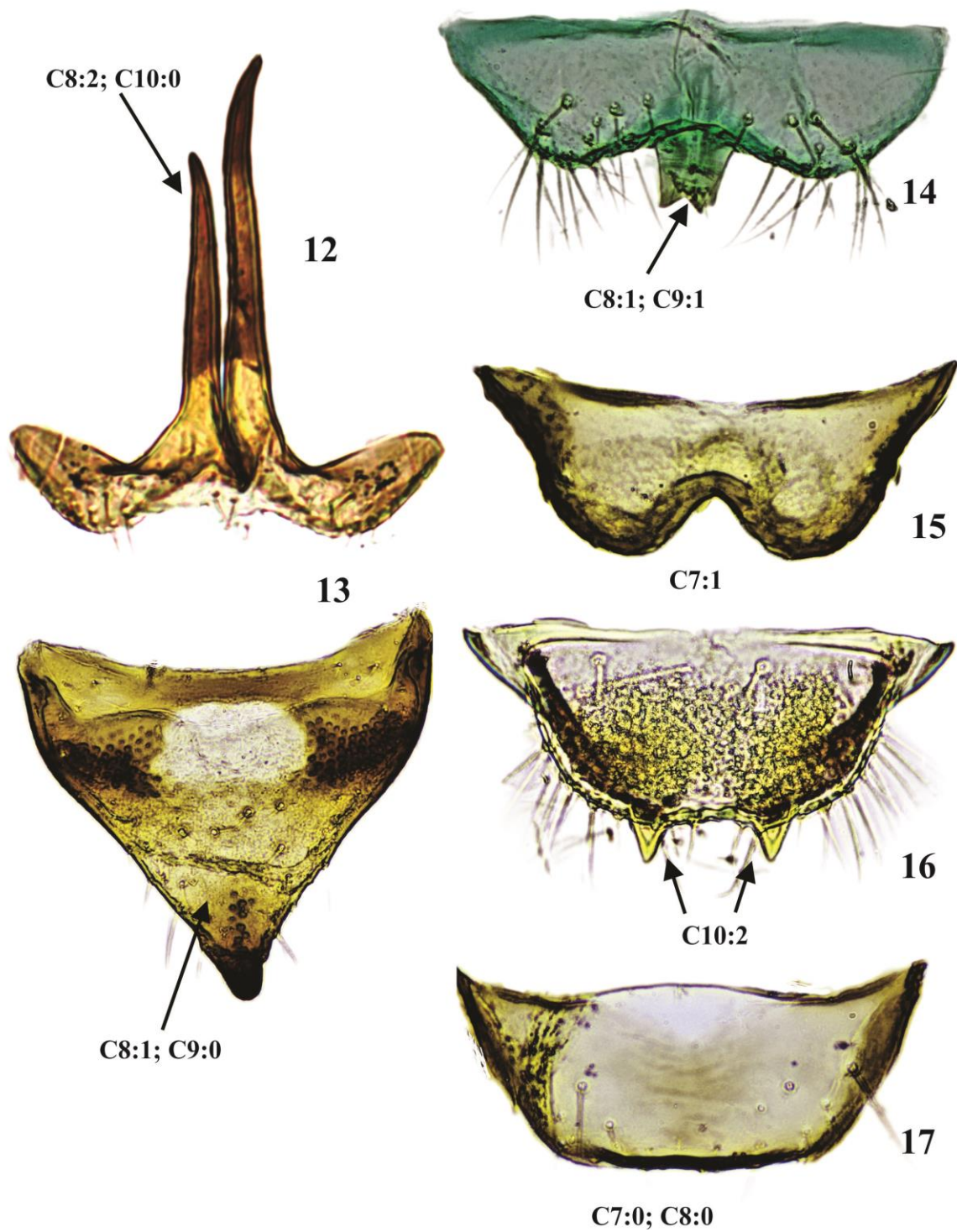


**Figura 2-4.** Alas anteriores 2. *E. thorntoni*, 3. *N. mariateresae*. 4. *L. monticola*. Caracteres: C1: 0-1-2., C4: 0-1.



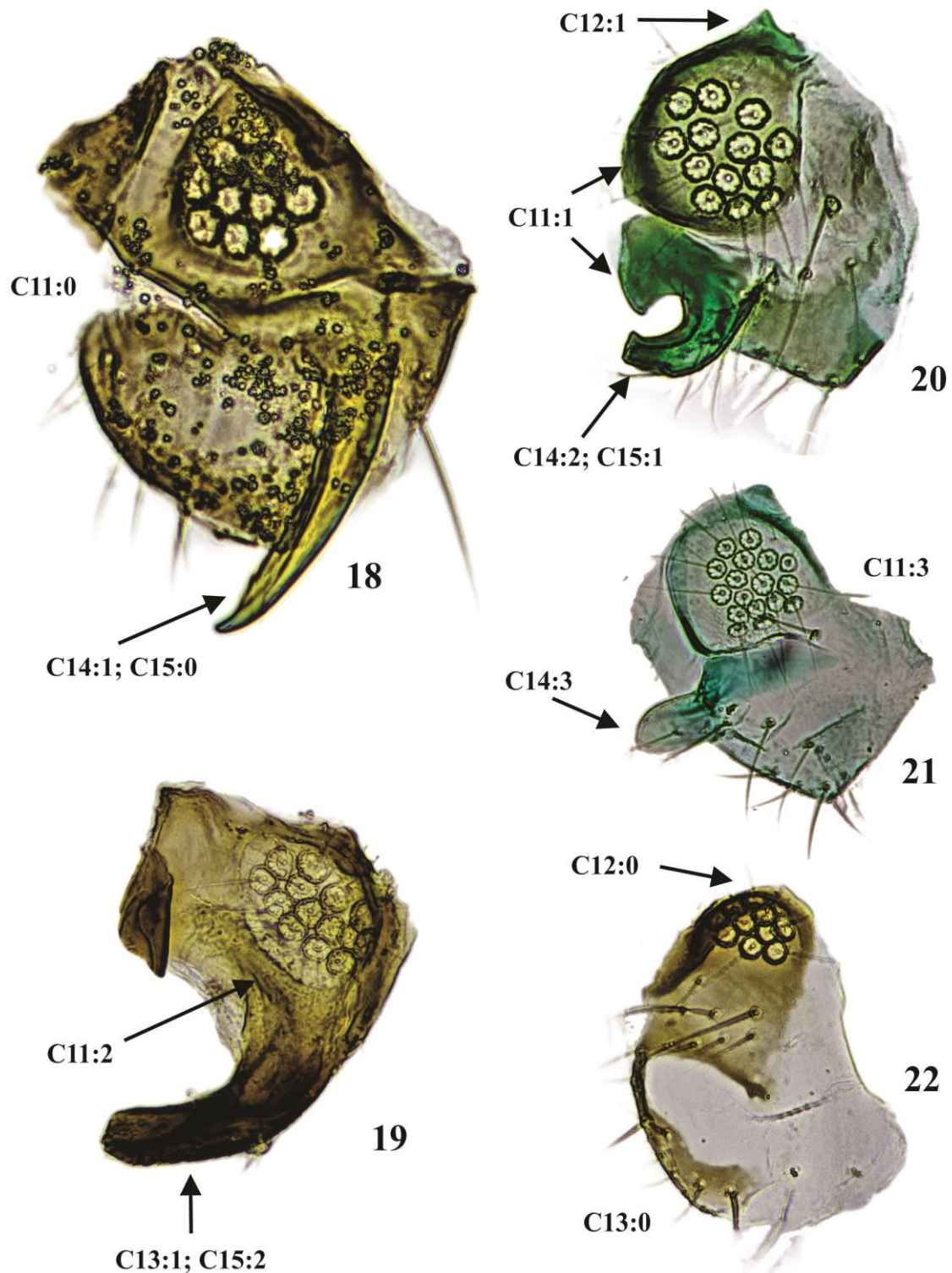


**Figuras 5-11.** Margen distal del Ala posterior. 5. *E. thornton*. 6. *L. forcepeta*. Pterostigma. 7. *L. tropica*. 8. *Waoraniella* sp. 9. *L. punctata*. Unión entre venas Rs y M, 10. *H. smithersi*. 11. *L. texcocana*. Caracteres: C3:0-1, C5:0-1, C6:0-1.

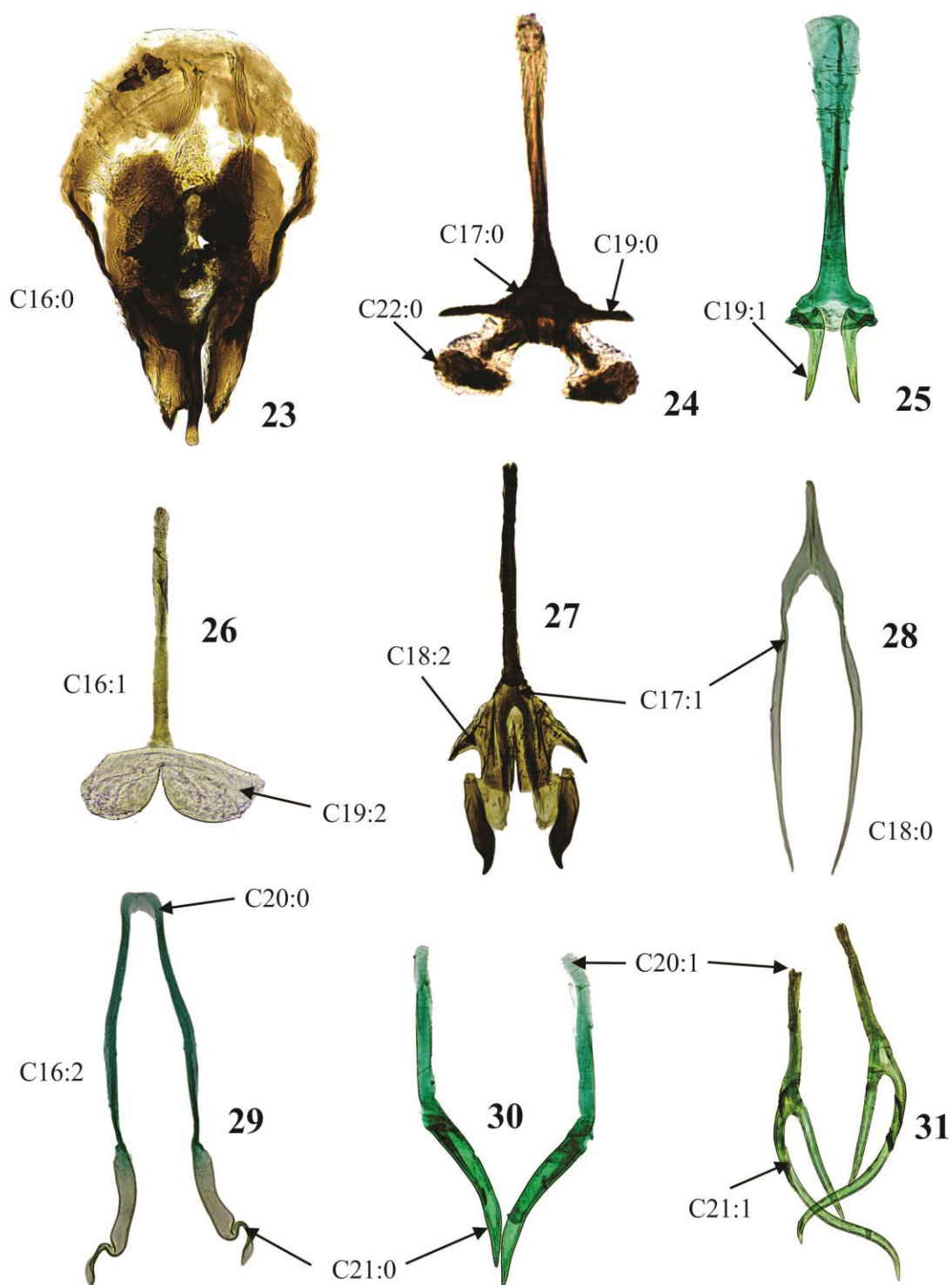


**Figuras 12-16.** Epiproctos, 12. *Nadleria* sp. 13. *L. riegeli*. 14. *L. dentata*. 15. *L. centralis*. 16. *L. pereirorum*. Caracteres: C7:0-1, C8:0-1-2, C9: 0-1, C10: 0-2.



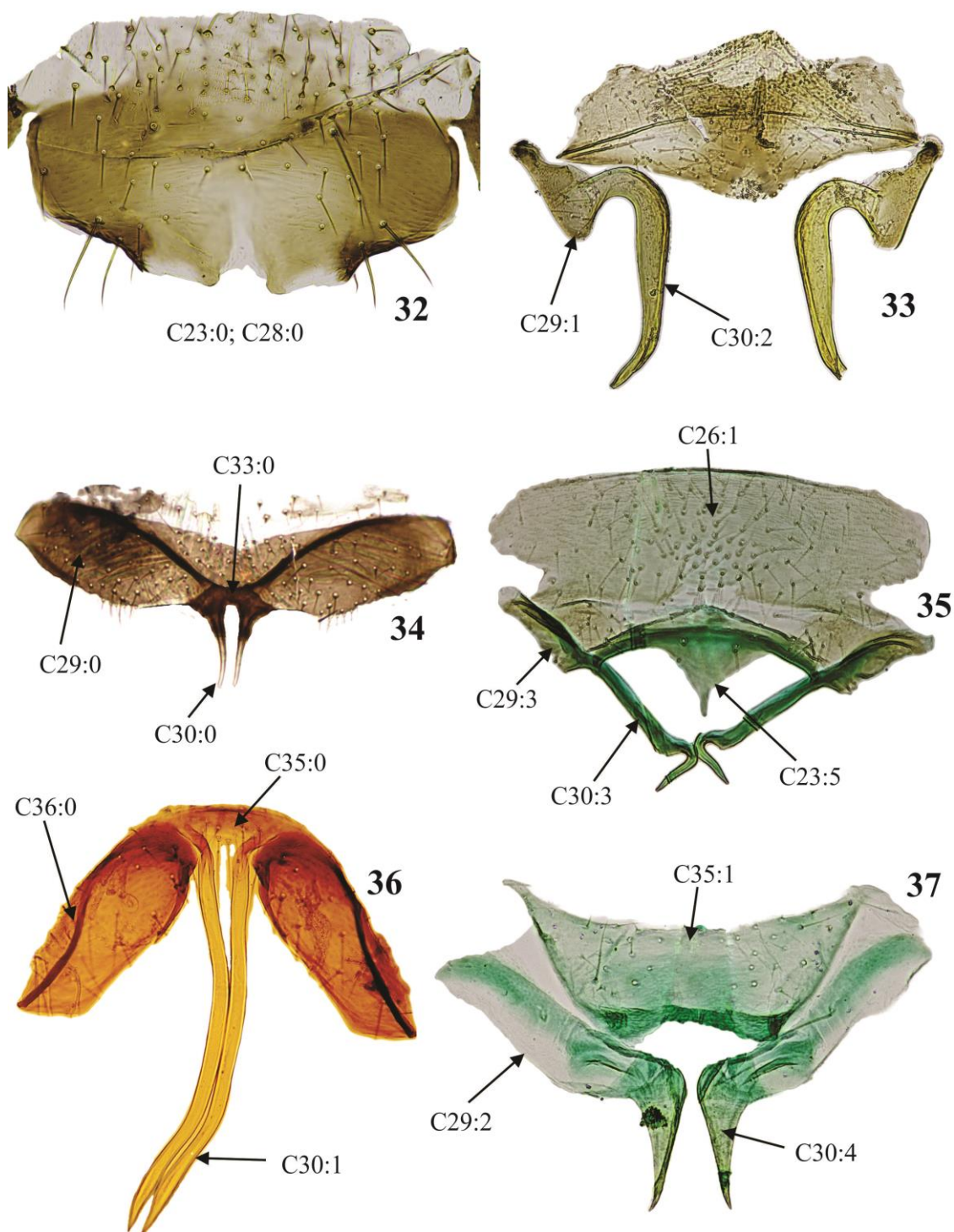


**Figuras 18-22.** Paraproctos. 18. *H. cuzcoensis*. 19. *L. dentata*. 20. *L. curvipila*. 21. *L. newi*. 22. *L. ariasi*. Caracteres: C11:0-3, C12:0-1, C13:0-1, C14:1-3, C15:0-2.

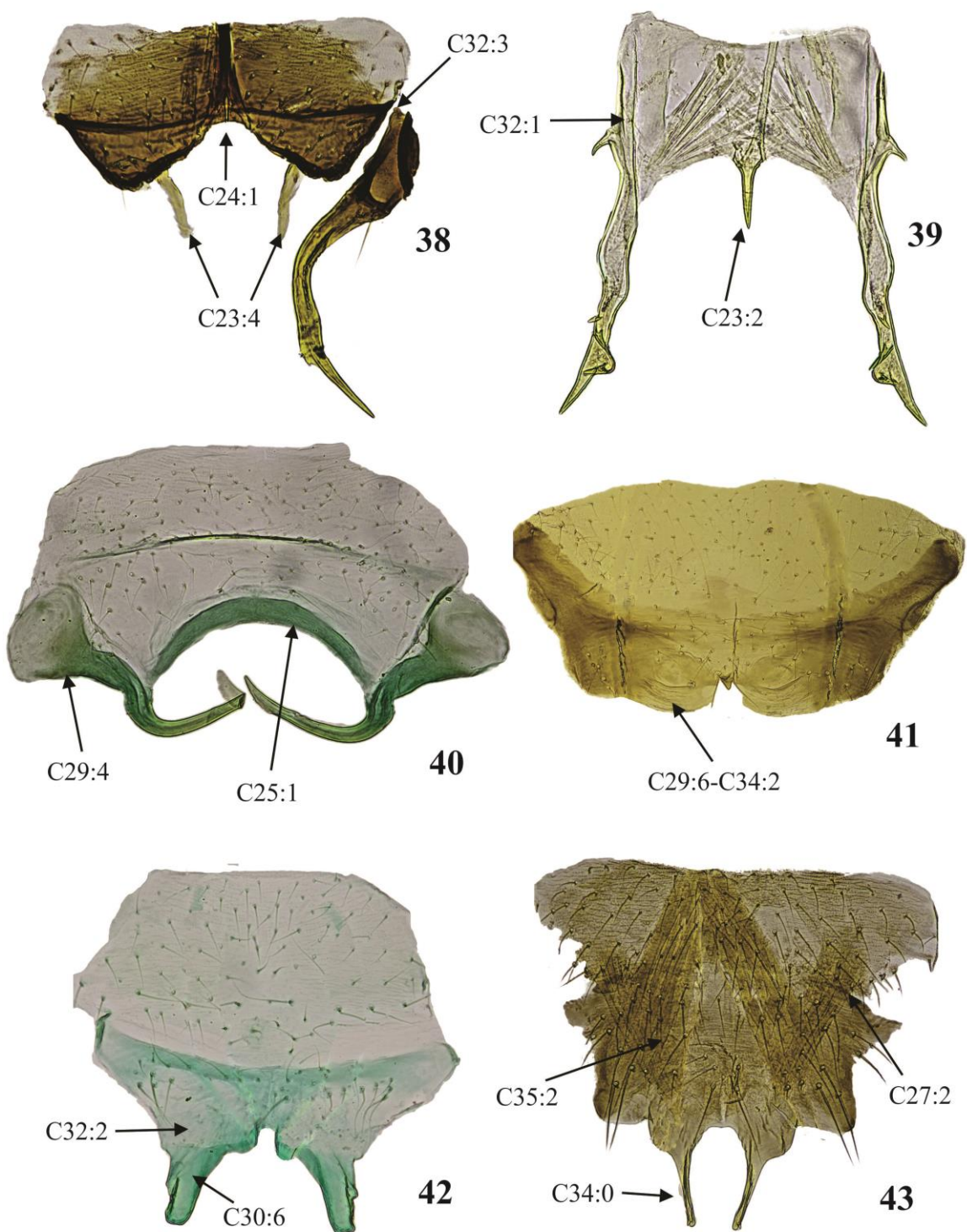


**Figuras 23-31.** Falosomas, 23. *Waoraniella* sp. 24. *Nadleria* sp. 25. *L. riegeli*. 26. *L. forcepeta*. 27. *L. punctata*. 28. *L. rufa*. 29. *L. cupressicola*. 30. *L. palmicola*. 31. *L. bifurcata*. Caracteres; C16:0-2, C17:0-1, C18:0,2, C19:0-2, C20:0-1, C21:0-1, C22:0.

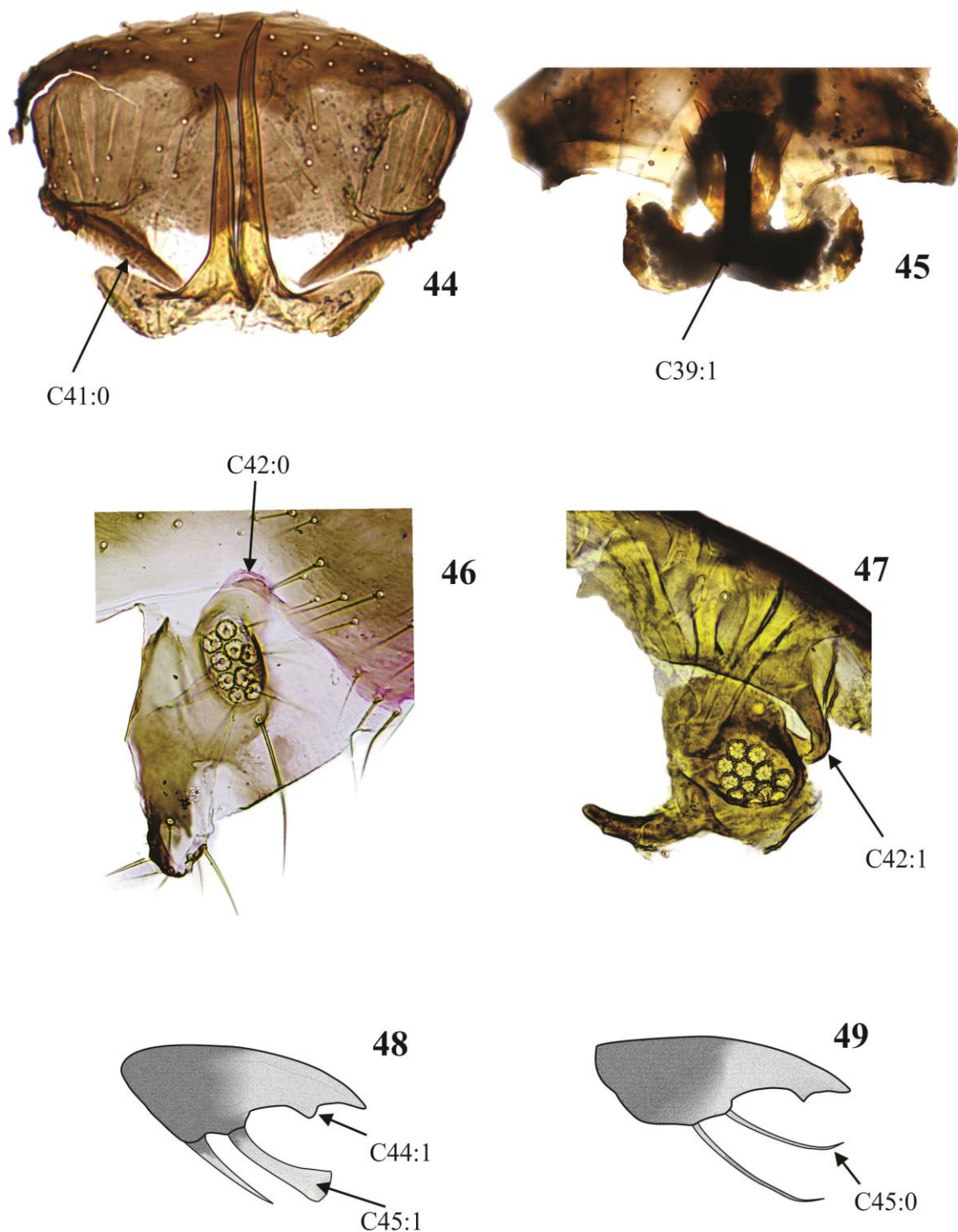




**Figuras 32-37.** Claspers e Hipandrio. 32. *Waoraniella* sp. 33. *L. ariasi*. 34. *N. mariateresae*. 35. *L. curvipila*. 36. *H. cuzcoensis*. 37. *L. tropica*. Caracteres; C23:0,5, C25:1, C26:1, C28:0, C29:0-3, C30:0-4, C35:1, C36:0,1.



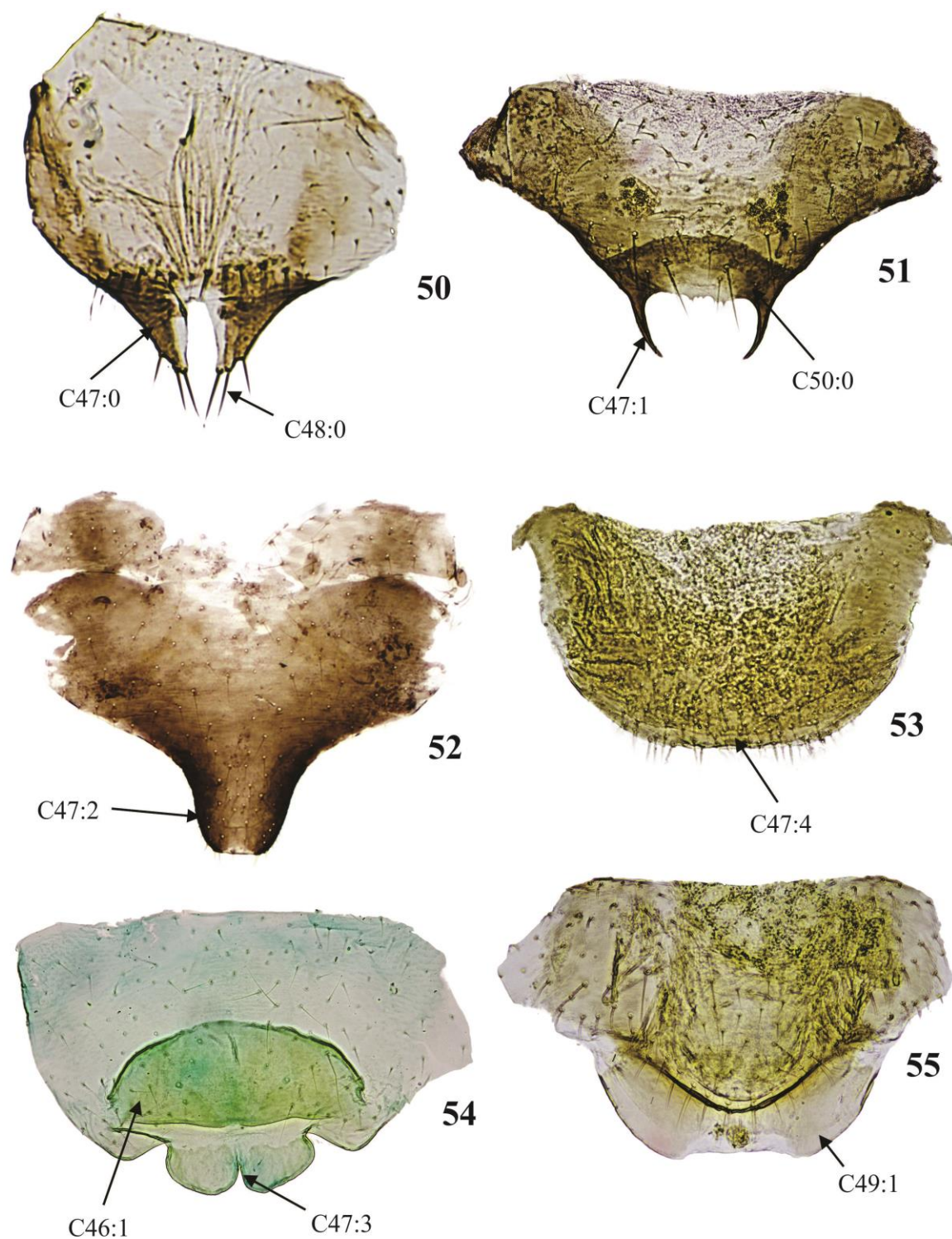
**Figuras 38-43.** Claspers e Hipandrio. 28. *L. carinata*. 39. *L. pereirorum*. 40. *L. rufa*. 41. *L. falcicula*. 42. *L. palmicola*. 43. *L. texcocana*. Caracteres: C23:2,4; C24:1; C27:2; C29:4,6; C30:6; C34:0,2; C35:2.



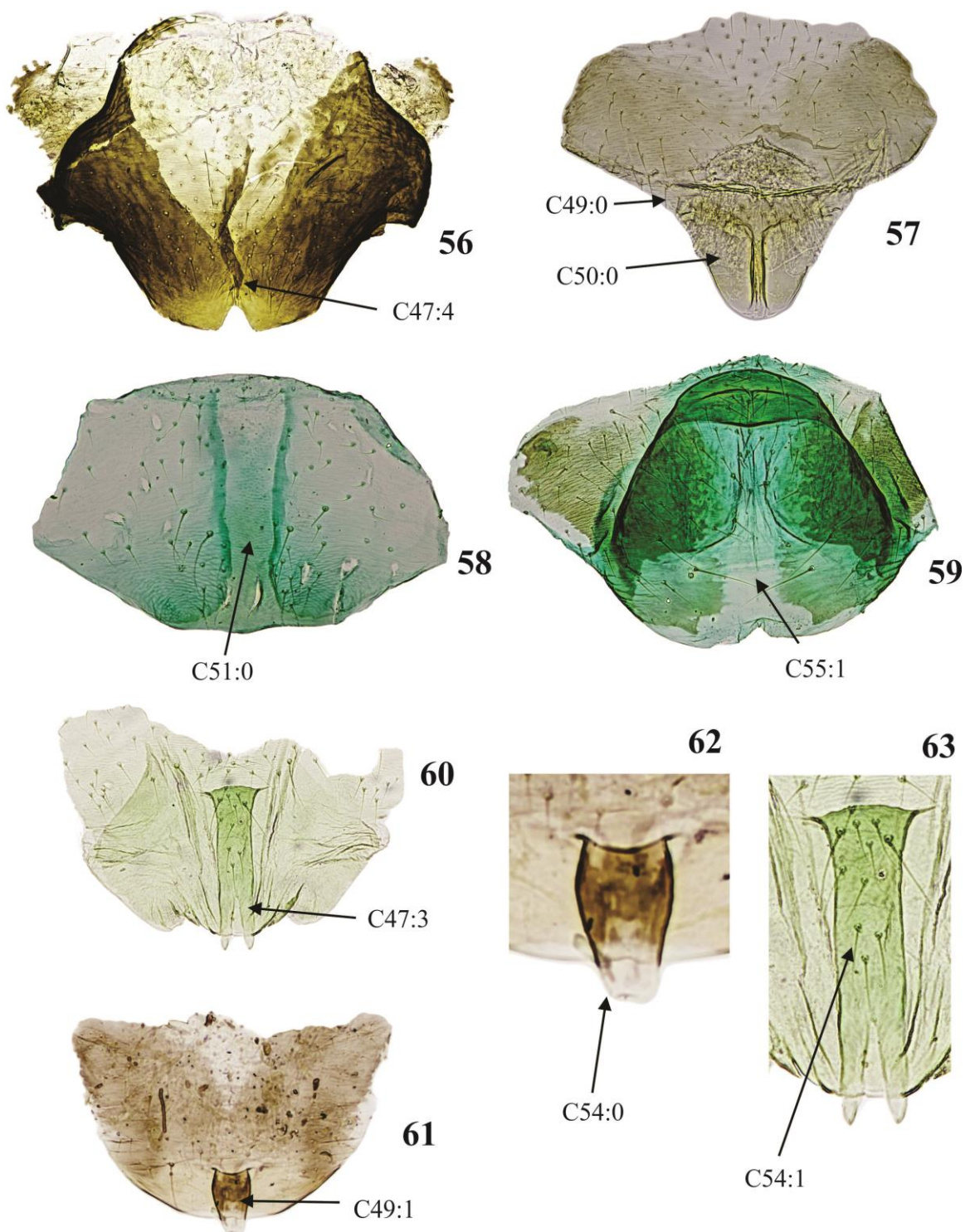
**Figuras 44-49.** Clunio. 44. *Nadleria mariateresae*. 45. *L. huitoto*. Brazo articular del clunio. 46. *Lachesilla* sp. 47. *L. punctata*. Uña pre-tarsal. 48. *L. falcata*. 49. *L. tlapaensis*.

Caracteres: C39:1; C41:0; C42:0,1; C44:1; C45:0,1.



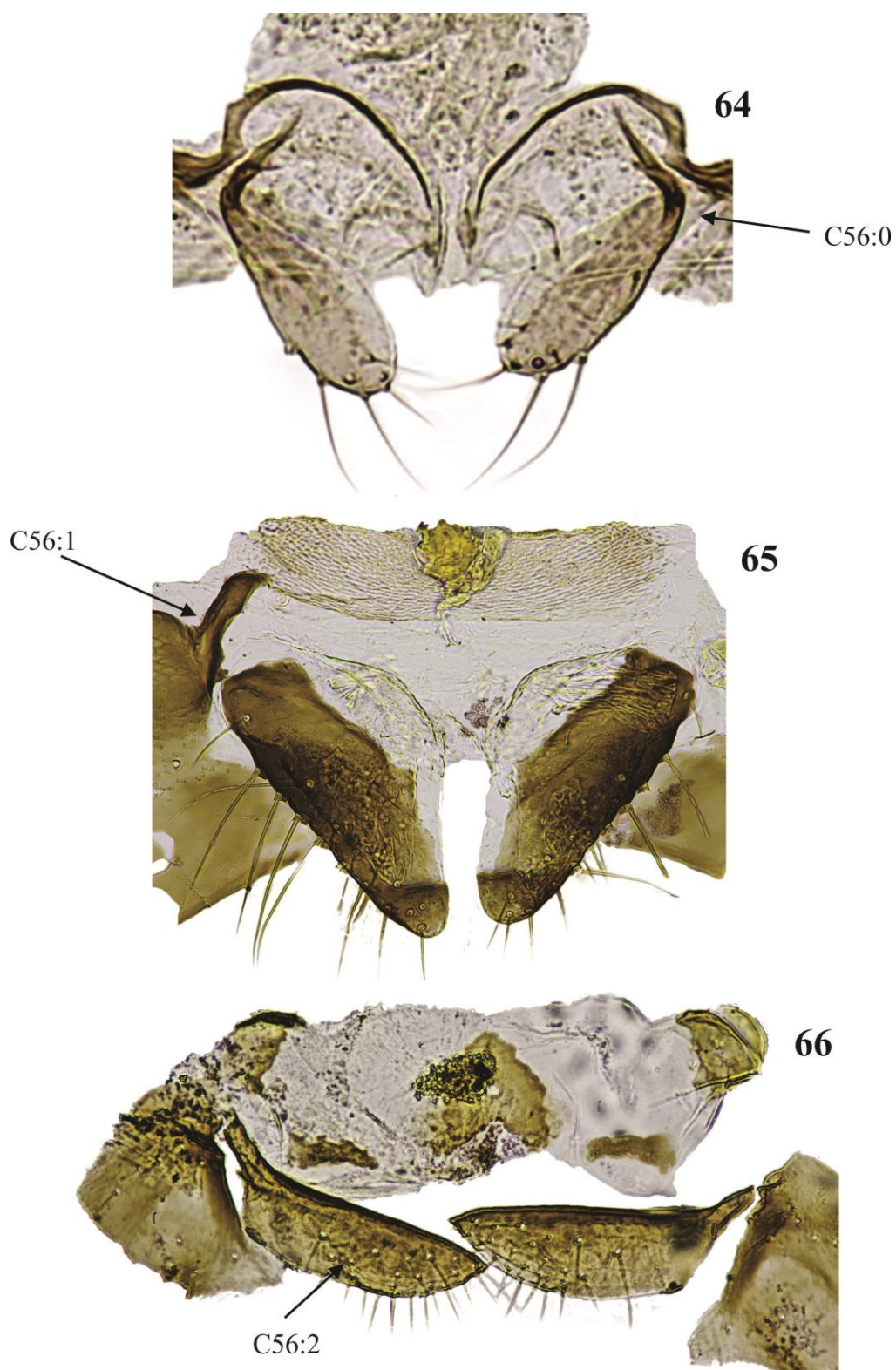


**Figuras 50-55.** Placas subgenitales. 50. *E. thorntoni*. 51. *H. smithersi*. 52. *Nadleria* sp. 53. *L. pedicularia*. 54. *L. patzunensis*. 55. *L. falcata*. Caracteres: C46:1; C47:0-3,5; C48:0; C49:1; C50:0.

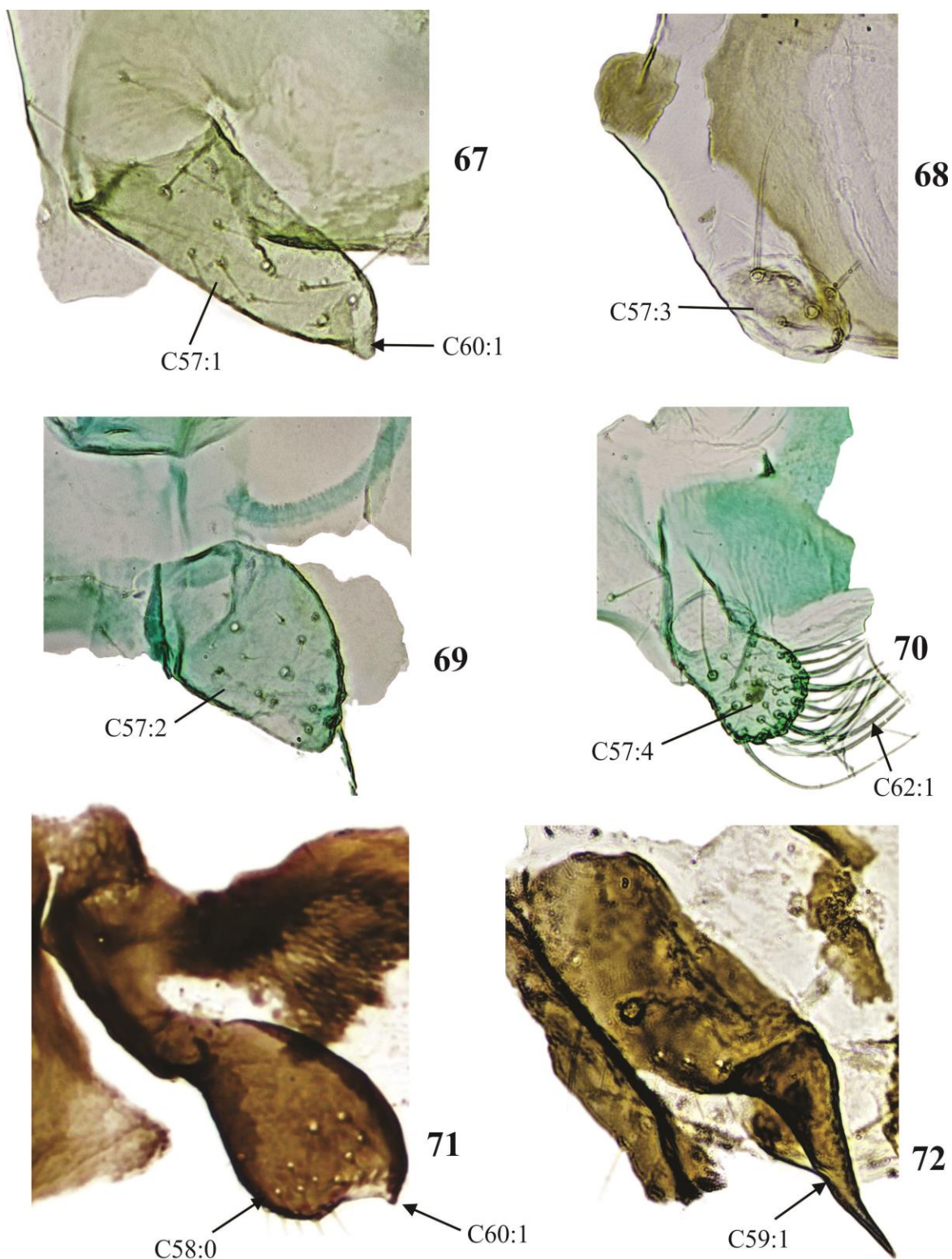


**Figuras 56-63.** Placas subgenitales. 56. *Lachesilla* sp. 3 (Grupo Q). 57. *L. sulcata*. 58. *L. caecilioides*. 59. *L. curvipila*. 60. *L. cupressicola*. 61. *L. pipticeps*. Proyección Laminar de la PSG. 62. *L. pipticeps*. 63. *L. cupressicola*.



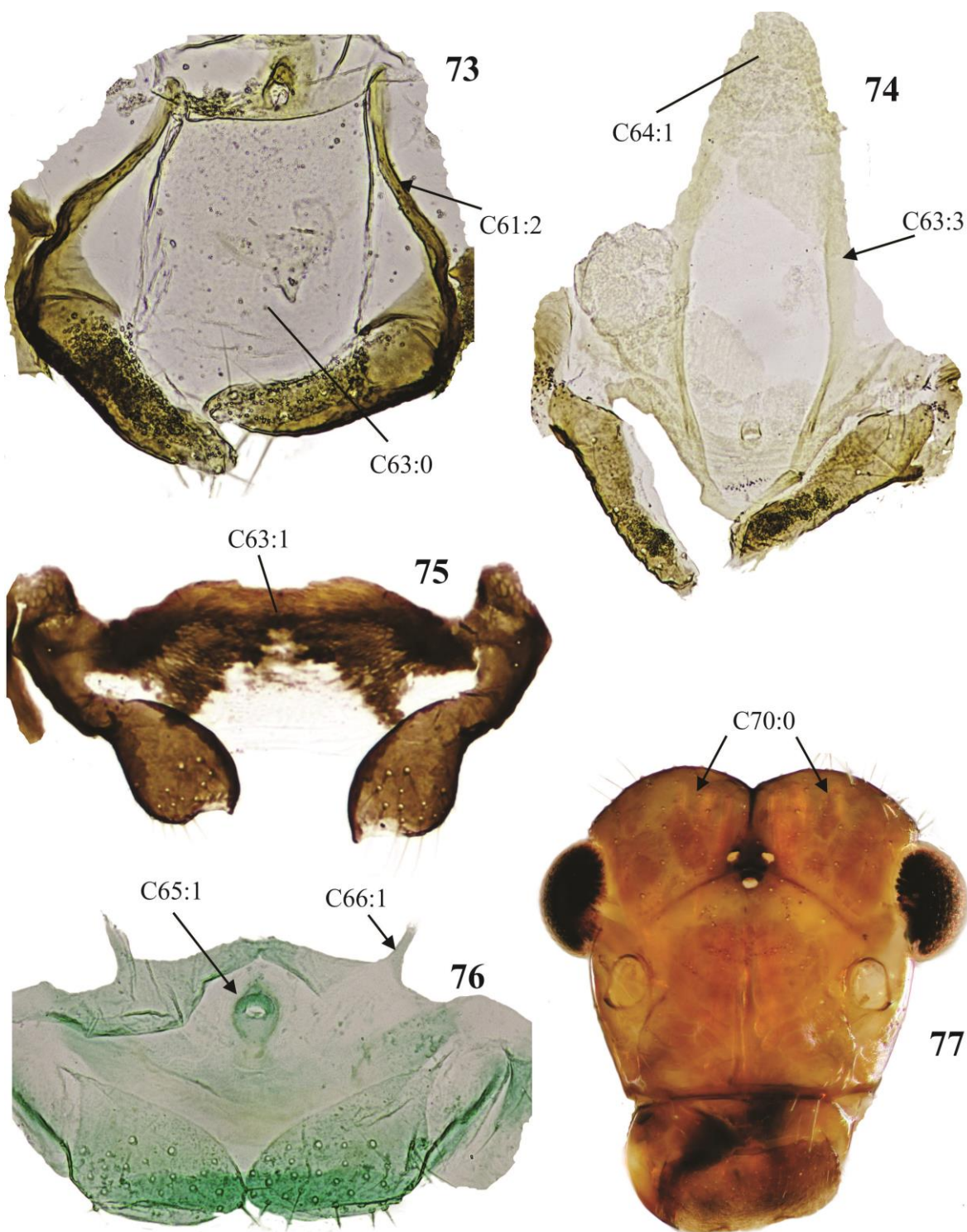


**Figuras 64-66.** Gonapofises y 9no esternito. 64. *E. thorntoni*. 65. *Waoraniella* sp. 66. *L. bicornata*. Caracteres: C56:0-2.



**Figuras 67-72.** Valva externa. 67. *L. cupressicola*. 68. *L. punctata*. 69. *L. patzunensis*. 70. *L. palmicola*. 71. *Nadleria* sp. 72. *H. smithersi*. Caracteres: C57:1-4; C58:0; C59:1; C60:1.





**Figuras 73-77.** 9no esternito. 73. *L. texcocana*. 74. *L. sulcata*. 75. *Nadleria* sp. 76. *L. tropica*. Cabeza. 77. *Waoraniella* sp. Caracteres: C61:2; C63:0-1,3; C64:1; C65:1; C66:1; C70:0.

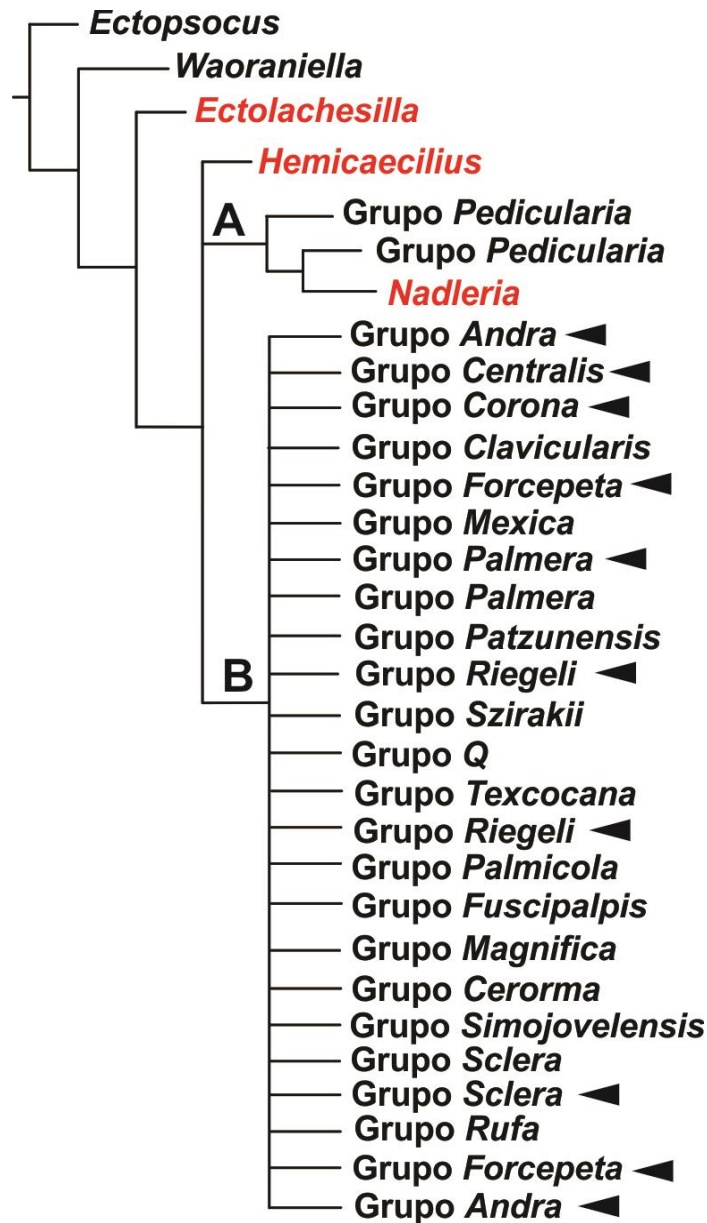


## 7.2. Análisis filogenético

El análisis, considerando pesos iguales (EW) permitió obtener 70 árboles más parsimoniosos, mientras que a partir de una búsqueda con pesos implícitos (IW) el número de árboles se redujo a solo tres o 10 topologías más parsimoniosas ( $k=1-9$ ). El árbol consenso estricto de ambos análisis correspondió a una topología donde la monofilia del género *Lachesilla* no fue recuperada, dividiéndose en dos grandes clados (Figs. 78, 79); el clado A, conformado por las especies del grupo *Pedicularia* + *Nadleria*, y el clado B, donde se incluyen las especies y grupos restantes del género *Lachesilla*.

La topología obtenida con IW permitió establecer que el género *Hemicaecilius* es el grupo hermano del clado B, y que el género *Ectolachesilla* es el grupo hermano de todos los géneros de la subfamilia Lachesillinae incluidos en este análisis.

El árbol consenso estricto del análisis con EW (IR= 46, IC= 21, L= 548) mostró una topología con alta ambigüedad dentro del clado B, pero consistente para los grupos *Rufa*, *Texcocana*, *Forcepeta*, *Palmicola*, *Fuscipalpis* y *Q*, que conformaron grupos monofiléticos. Las especies de los grupos *Andra*, *Corona*, *Riegeli*, *Palmera*, *Centralis* y *Sclera* no fueron recuperados como grupos monofiléticos (ver Fig. 78), mientras que los grupos de especies monotípicos *Szirakii*, *Mexica*, *Patzunensis*, *Clavicularis*, *Cerorma* y *Simojovelensis* fueron recuperados con relaciones no resueltas.



**Figura 78.** Consenso estricto de 70 árboles más parsimoniosos obtenido con pesos iguales (EW), las terminales corresponden con los grupos de especies. A y B indican los clados. Las flechas indican los grupos cuya monofilia no fue recuperada, las letras en rojo indican los géneros del grupo externo de la subfamilia Lachesillinae.

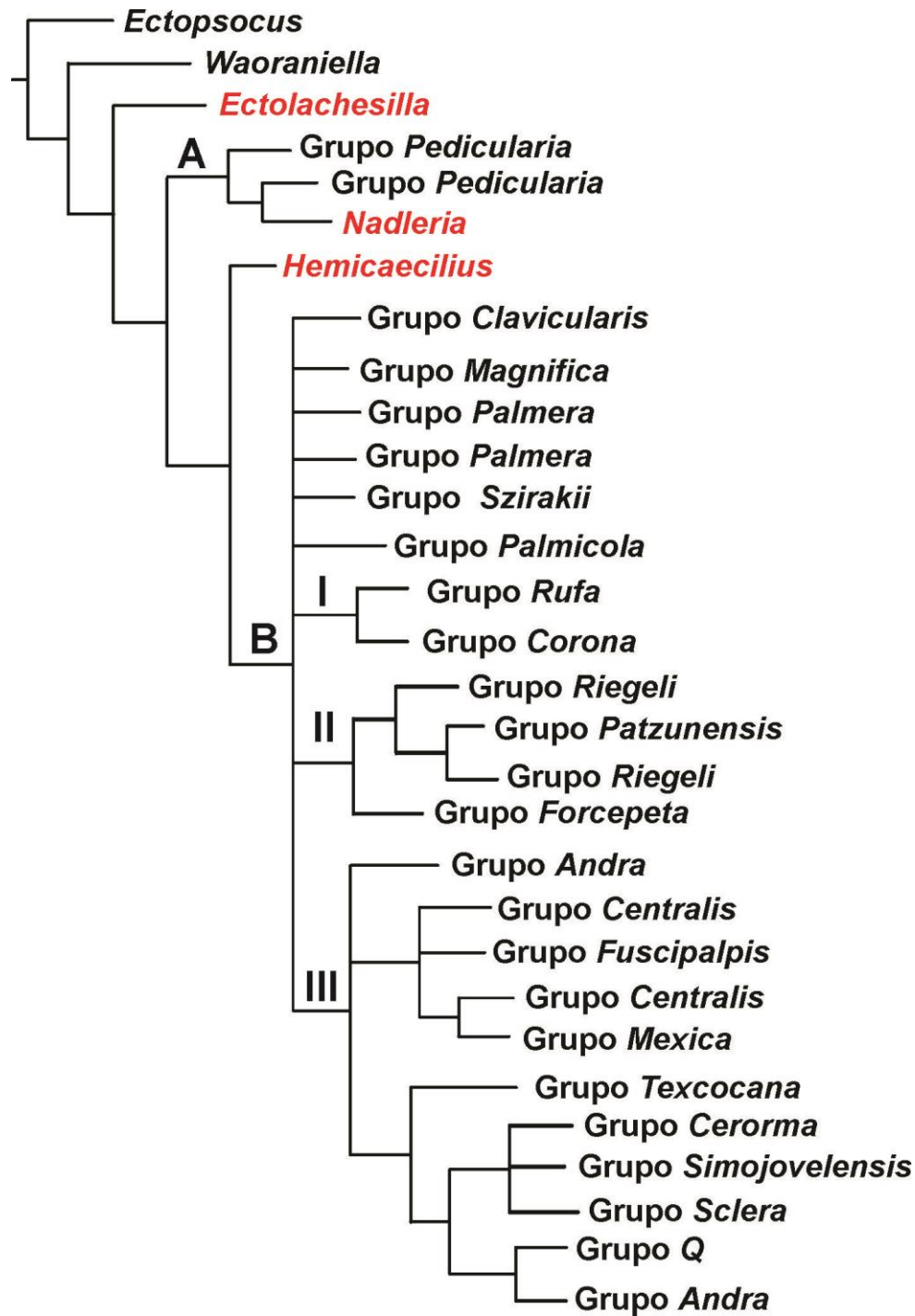
Para el análisis con IW se evaluaron todas las posibles topologías de acuerdo con la constante de concavidad  $k$ , y se eligió la obtenida con  $k=5$  (IR= 64, IC= 29, L= 401) ya que

redujo en 147 pasos la longitud del árbol, además disminuyó la penalidad de los caracteres homoplásicos, resolviendo algunas de las politomías observadas en el clado B del análisis con EW (Fig. 79).

Por otro lado, el clado B se dividió en tres subclados. El Subclado BI conformado por las especies de los grupos *Corona* + *Rufa*. El Subclado BII incluye las especies de los grupos *Riegeli* + *Patzunensis* + *Forcepeta*, y el subclado BIII, conformado por las especies de los grupos *Andra* + *Centralis* + *Fuscipalpis* + *Mexica* + *Texcocana* + *Cerorma* + *Simojovelensis* + *Q* + *Sclera*.

Dentro del subclado BIII, la monofilía de los grupos *Andra* y *Centralis* no fue recuperada. Las especies de los grupos *Simojovelensis* + *Cerorma* + *Sclera* formaron un grupo monofilético, al igual que las especies de los grupos *Andra* (parte) + *Q*, ambos grupos soportados por numerosas homoplasias y un carácter no ambiguo. Igualmente las especies de los grupos *Patzunensis* + *Riegeli* se agruparon, pero solo unidas por caracteres homoplásicos (ver sección 7.3). En el subclado BII, el cluster de los grupos *Forcepeta* + *Patzunensis* + *Riegeli*, presentaron al menos dos sinapomorfías no homoplásicas, mientras que el cluster *Corona* + *Rufa*, del Subclado BI presentó una.

Las especies del clado B que presentaron relaciones no resueltas y no se incluyeron en ninguno de los subclados fueron las representantes de los grupos monoespecíficos *Clavicularis*, *Szirakii* y *Magnifica*, al igual que las especies del grupo *Palmera*, cuya monofilía no fue recuperada, mientras que las especies del grupo *Palmicola* conformaron un cluster monofilético soportado por al menos una sinapomorfía no ambigua.



**Figura 79.** Consenso estricto de 10 árboles más parsimoniosos obtenido mediante un análisis con pesos implícitos (IW). Las terminales corresponden a los grupos de especies. A y B indican los clados mayores, I, II y III los subclados. Las letras en rojo indican los géneros del grupo externo de la subfamilia Lachesillinae.

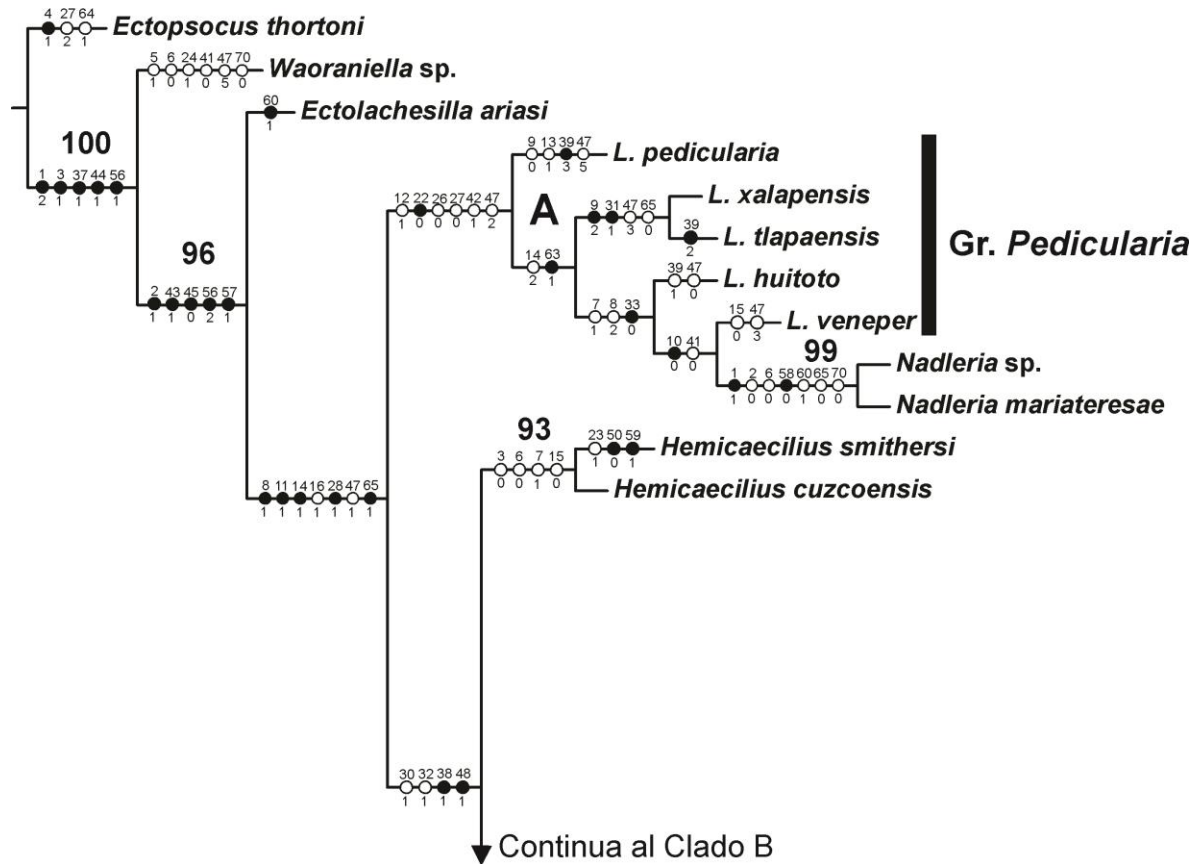
## 8. DISCUSIÓN

### 8.1. Clado A (Grupo *Pedicularia* + *Nadleria*)

Por presentar gonapófises reducidas a un par de valvas y la forma particularmente truncada de la placa subgenital, Badonnel & García Aldrete (1979, 1980) establecieron los géneros *Nadleria* y *Lachesilla* como grupos hermanos. Posteriormente, con la descripción del macho de *Nadleria gamma*, Mockford (1985) estableció que la relación cercana entre los dos géneros era soportada por la presencia de un falosoma reducido a un apodema de brazos cortos, cláspers robustos con procesos distales reducidos, procesos bien desarrollados y asimétricos en el epiprocto y procesos medios en los paraproctos. Esta hipótesis fue apoyada por García Aldrete (1996), quien indicó una ancestría común principalmente entre *Nadleria* y el grupo de especies *Pedicularia* de *Lachesilla*. Los resultados obtenidos en este análisis confirmaron las hipótesis previas sobre el par *Nadleria* + Grupo *Pedicularia*, agrupadas en el Clado A (Fig. 80) y fue soportada por siete caracteres (Fig. 80): presencia del proceso articular de los paraproctos (C12-1), presencia de sacos globulares (C22-0), presentar el 8vo esternito membranoso (C26-0), ausencia de fusión entre el 8vo esternito y el Hipandrio (C27-0), presencia de brazo articular clunio-paraproctos (C42-1) y presentar una placa subgenital lobulada (C47-2); algunos de ellos incluso presentes en el género *Hemicaecilius*.

Adicionalmente, *Nadleria* presentó el mayor valor de soporte de las ramas (SR=99) y junto con *L. veneper* formaron un cluster soportado por la presencia de procesos del epiprocto asimétricos (C10-0). Las características morfológicas compartidas entre *L. pedicularia* (clunio con dos procesos), *L. xalapensis* + *L. tlapaensis* (cláspers con doble proceso) y

especies del grupo *Pedicularia* distribuidas en las regiones paleártica, asiática y etiópica, podrían confirmar su inclusión dentro del Clado A.



**Figura 80.** Árbol de consenso obtenido mediante un análisis con pesos implícitos ( $k=5$ ) y optimización DELTRAN. Los círculos blancos y negros corresponden a caracteres homoplásicos y cambios únicos en los estados del carácter, respectivamente. Los números sobre los círculos indican el carácter, los números bajo los círculos los estados del carácter. Los números en negrilla sobre las ramas indican los valores de soporte del clado (*Symmetric Resampling*). La letra A corresponde al clado A. La flecha indica que el cladograma continúa.

A pesar de los bajos valores de soporte para el Clado A, este análisis permitió establecer que el género *Nadleria* y el grupo *Pedicularia* están más relacionados filogenéticamente entre sí que con otros grupos de especies o géneros de la subfamilia Lachesillinae, y posiblemente constituyan una categoría taxonómica diferente de las especies recuperadas en el Clado B, convirtiendo al género *Lachesilla* en parafilético.

## **8.2. Clado B (grupos de especies restantes del género *Lachesilla*)**

El clado B (Figs. 81, 82, 83) puede ser considerado como un grupo monofilético sólido, soportado por 12 caracteres, siete homoplasias y cinco caracteres no ambiguos. Las sinapomorfías no ambiguas corresponden a caracteres que presentan: un par de procesos en el epiprocto reducidos a pequeños dentículos (C10-3), un apodema del falosoma con brazos cortos y estilizados (C19-1), cláspers fusionados al hipandrio (C32-2), ausencia de cresta basal en los cláspers (C36-1) y una placa subgenital proyectada ventralmente (C49-1). Los caracteres homoplásicos detectados fueron: proceso medio de los paraproctos con forma de “C” (C14-2), falosoma reducido a dos apodemas (C16-2), 8vo esternito e hipandrio no fusionados (C27-0), cláspers tipo *Fuscipalpis* (con esclerito basal y distal delgados y alargados) (C29-3, C30-3), región del hipandrio entre los cláspers amplia (C35-1) y placa subgenital simple (C47-5).

En esta categoría se encuentran todas las especies listadas por García Aldrete (1974) en las subdivisiones I y II, caracterizadas por presentar cláspers fusionados basalmente al hipandrio, codificadas en el análisis como cláspers reducidos a lóbulos distales (C29-5, C30-6) o ampliamente separados (C29-1), presentar falosoma con un apodema de ramas largas (C16-1, C17-1) o con dos apodemas (C16-2).

### 8.2.1. Subclado BI (grupos *Rufa* + *Corona*)

La monofilia del subclado BI (Fig. 81) fue soportada por una sinapomorfía no ambigua, presencia de una proyección laminar en la placa subgenital (C52-1) y tres homoplasias, presencia de un fuerte ensanchamiento distal en el pterostigma (C5-1), falosoma con apodema de brazos largos (C17-1) y 8vo esternito e hipandrio completamente fusionados (C27-1). Dentro de este subclado, el grupo *Rufa* fue soportado por dos sinapomorfías no ambiguas, presencia de un proceso cónico medio en los paraproctos del macho (C14-3) y proyección laminar distalmente hendida (C53-2), mientras que el grupo *Corona* fue soportado por un carácter homoplásico, paraproctos de machos con un proceso basal articular (C12-1).

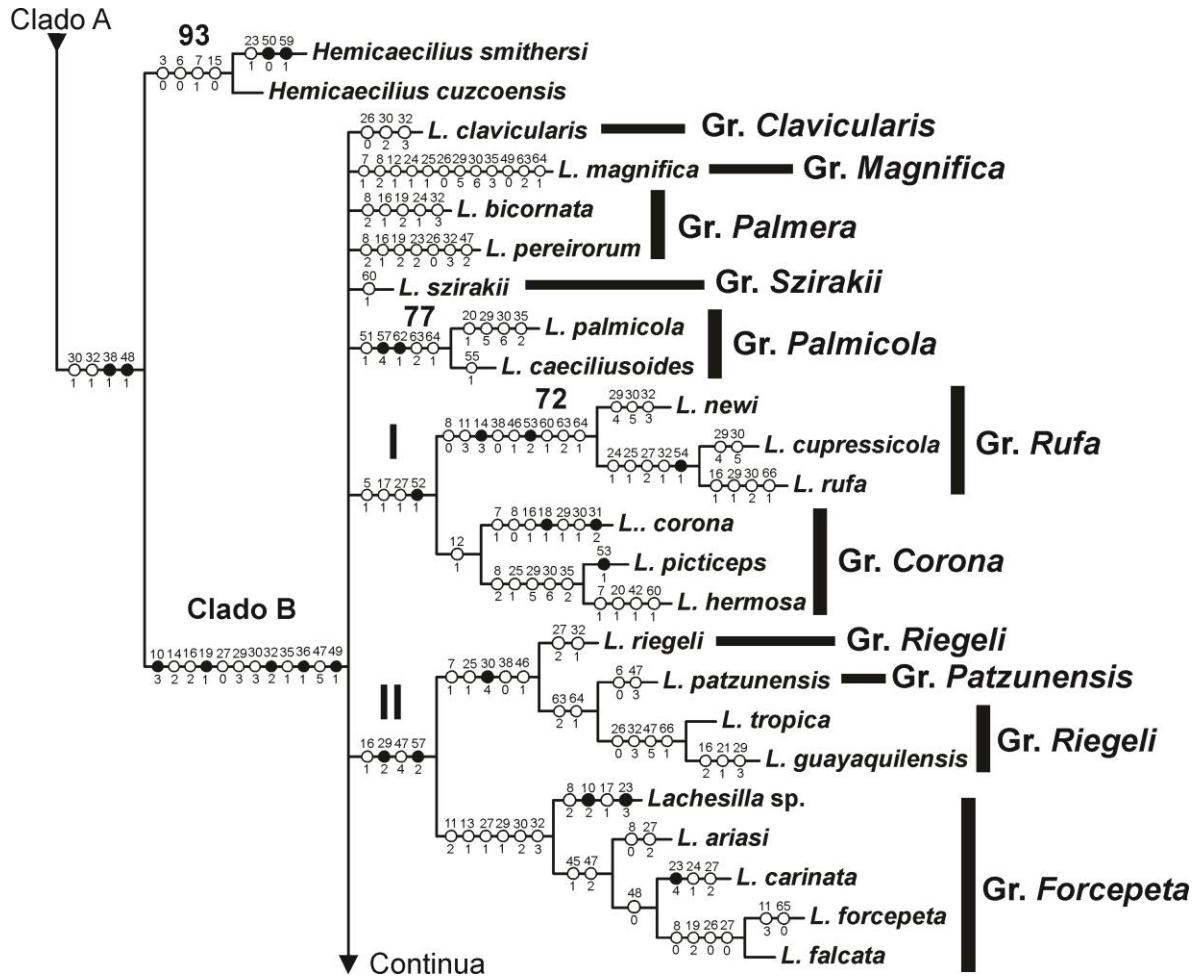
Las especies de los grupos *Rufa* y *Corona* presentan diferencias en la forma y desarrollo de los claspers, pero la presencia de una proyección laminar en la PSG de las hembras y de un falosoma con dos apodemas son caracteres previamente observados por García Aldrete (1990), quien estableció a los grupos *Rufa* y *Corona* como grupos de especies cercanos, hipótesis confirmada en esta reconstrucción filogenética.

### 8.2.2. Subclado BII (grupos *Riegeli* + *Patzunensis* + *Forcepeta*)

El subclado BII (Fig. 81) fue recuperado como un grupo monofilético soportado por dos sinapomorfías, claspers tipo *Riegeli* (subrectangulares, alargados) (C29-2) y valvas externas ovaladas (C57-2) y una homoplasia, falosoma reducido a un apodema (C16-1). En este subclado, las especies del grupo *Forcepeta* formaron un cluster monofilético soportado por numerosas homoplasias, entre ellas, claspers con esclerito basal ancho y proceso distal largo (tipo *Forcepeta*) no fusionados al hipandrio (C29-1, C30-2, C32-3), además presentan



paraproctos sin proceso medio (C13-1), característica compartida únicamente con *L. pedicularia* (clado A).



**Figura 81.** Continuación del árbol de consenso estricto ( $k=5$ ) y optimización DELTRAN.

Los círculos blancos y negros corresponden a caracteres homoplásicos y cambios únicos en los estados del carácter, respectivamente. Los números sobre los círculos indican el carácter, los números bajo los círculos los estados del carácter. Los números en negrilla sobre las ramas indican los soportes del clado (*Symmetric Resampling*). I y II indican los subclados I y II, respectivamente.

La inclusión dentro del grupo *Riegeli* de *L. patzunensis* (grupo *Patzunensis*) fue soportada por un solo carácter de hembras (PSG con área subyacente) y principalmente por caracteres de machos, que al ser desconocidos para *L. patzunensis*, no permitió establecer claramente su inclusión dentro del grupo *Riegeli*.

El establecimiento de los grupos *Riegeli* y *Forcepeta* como grupos hermanos contradice la hipótesis de García Aldrete (1974) que basado en caracteres de machos, incluyó a las especies de los dos grupos en la división I y III respectivamente. Según García Aldrete (1974) el grupo *Riegeli* es cercano a las especies del grupo *Pedicularia*, con base en la estructura de los claspers, presentar un apodema fálico y presentar dos pares de valvas en la gonapofises (Carácter no observado en ninguno de los especímenes utilizados en este análisis), mientras que el grupo *Forcepeta* es cercano al grupo *Andra*, por presentar clasper no fusionados al hipandrio.

#### **8.2.3. Subclado BIII (grupos *Andra* + *Centralis* + *Cerorma* + *Fuscipalpis* + *Mexica* + *Sclera* + *Simojovelensis* + *Texcocana* + *Q*)**

El subclado BIII (Fig. 82) fue soportado por nueve caracteres homoplásicos: presencia de un proceso basal articular en los paraproctos de los machos (C12-1), apodema fálico de brazos alargados (C17-1), 8vo esternito e hipandrio parcialmente fusionado (C27-1), cláspers con esclerito basal reducido y proyectado distalmente como un lóbulo (C29-5, C30-6), región del hipandrio entre los cláspers reducida a una banda estrecha (C35-2), clunio de machos con brazo articular (C42-1), placa subgenital con área subyacente (C46-1) y IX esternito con esclerotización formando una amplia placa (C63-2).

Dentro del subclado BIII, a diferencia de la propuesta de Mockford & García Aldrete (2010), el grupo *Andra* no fue recuperado como monofilético. Las especies *L. punctata* y *L. dentata* fueron agrupadas en un cluster (*Andra sensu stricto*) con altos valores de soporte de ramas (SR= 96) y dos sinapomorfías no ambiguas: apodema fálico con ramificaciones complejas (C18-2) y valvas externas fuertemente reducidas (C57-3). Las especies *L. tehuautlensis* y *L. falcicula* fueron agrupadas (*Andra sensu lato*) con base en numerosas homoplasias, compartiendo la presencia de cláspers reducidos a lóbulos (C29-5) y falosoma reducido a dos apodemas (C16-2). De los caracteres considerados por Mockford & García Aldrete (2010) como diagnósticos del grupo se puede decir que no son exclusivos, siendo compartidos por otras especies del género, algunos de ellos tales como, brazo articular largo, presentan alta variación dentro del grupo, haciendo difícil su utilización en un análisis filogenético.

Las especies del grupo *Q*, que también se encontraron dentro del subclado BIII, presentaron altos valores de soporte de ramas (SR= 97) y su monofilia fue soportada por dos caracteres exclusivos de las hembras del grupo: presencia de un par de procesos esclerotizados laterales asociados al IX esternito (C69-1) y presencia de una placa membranosa sobre el IX esternito (C70-1). Las especies del grupo *Andra sensu stricto* + *Q* formaron un cluster soportado por una sinapomorfía no ambigua: margen distal del IX esternito con un par de proyecciones laterales esclerotizadas (C67-1).

Las especies *L. sulcata* + *L. bifurcata* (grupo *Sclera*) formaron un grupo monofilético soportado en los siguientes caracteres: epiprocto bilobulado (C7-1), apodemas fálicos no fusionados basalmente (C20-1), cláspers reducidos a lóbulos estilizados (C34-0) y sulco longitudinal-mesal en la placa subgenital (51-1). Su cercanía con *L. simojovelensis* (grupo

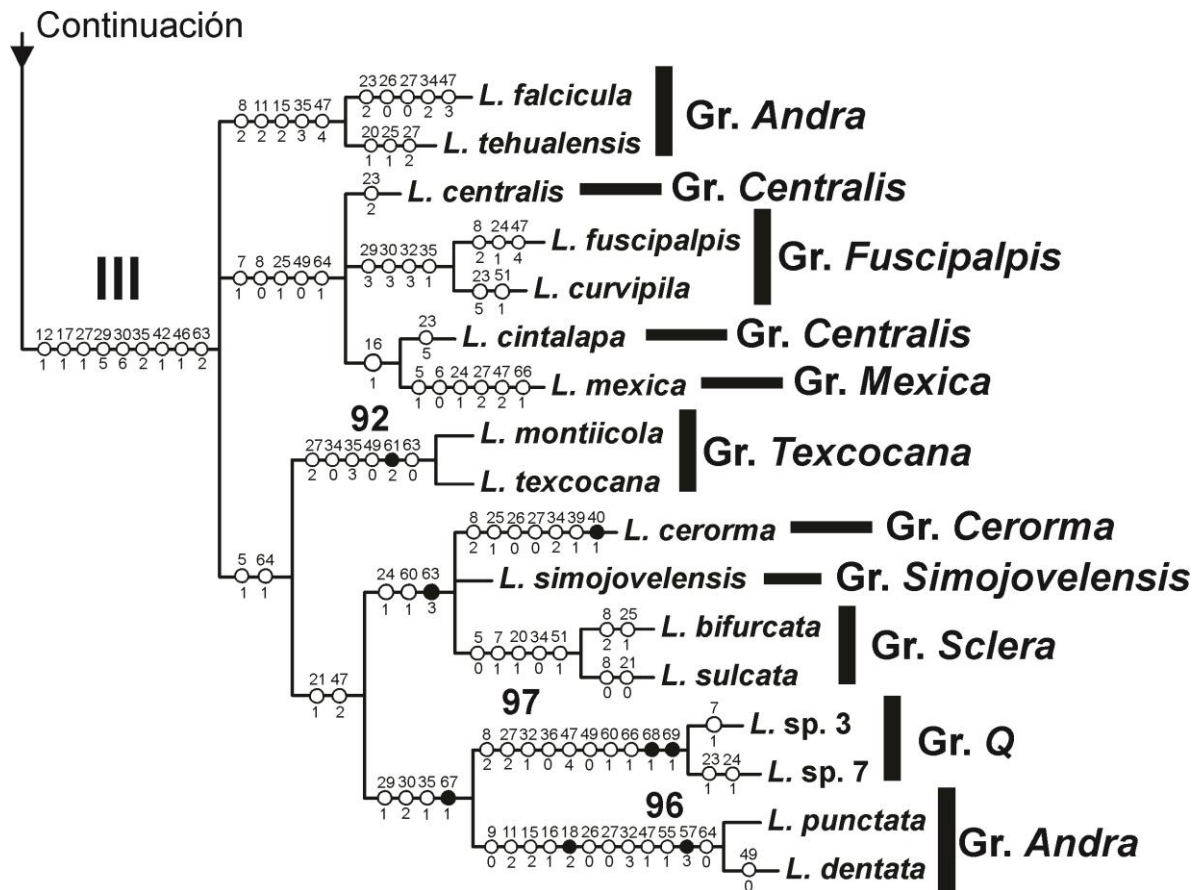
*Simojovelensis*) fué recuperada con base en una sinapomorfía no ambigua, 9no esternito con esclerotización en forma de anillo irregular (C63-3) y una homoplasia, valvas externas con una proyección latero-distal cónica (C60-1). Esta relación fue propuesta previamente por García Aldrete (2014), quien estableció el grupo *Simojovelensis* como cercano a las especies del grupo *Sclera* basado en la similitud de la forma de las gonapofises y la esclerotización del 9no esternito, pero diferenciándose en la forma de la placa subgenital.

El cluster *Sclera* + *Simojovelensis* lo completa *L. cerorma* (grupo *Cerorma*), quien presentó una sinapomorfía única entre las especies y grupos de especies de *Lachesilla*, presencia de un proceso clunial con abundante setae (C40-1). La presencia de una proceso clunial es una característica compartida con algunas especies del grupo *Pedicularia* y del género *Ceratolachesillus* (García Aldrete, 2010), pero es posible que se haya originado independientemente. Finalmente, el cluster *Sclera* + *Simojovelensis* + *Cerorma* fue recuperado como grupo hermano del cluster *Andra sensu stricto* + *Q* pero soportado por solo dos caracteres altamente homoplasicos, presencia de apodemas fálicos con ramificaciones (C21-1) y una PSG con un lóbulo simple (C47-2).

Las especies del grupo *Texcocana* presentaron altos valores de soporte de ramas (SR=92), su monofilia fue soportada por los siguientes caracteres: 8vo esternito e hipandrio completamente fusionados (C27-2), región entre los cláspers amplia (C35-3), placa subgenital no proyectada ventralmente (C49-0), 9no esternito poco esclerotizado (C63-0) y una sinapomorfía exclusiva, banda basal esclerotizada proyectada desde la margen ventral de las valvas externas (C63-2).

*L. centralis* y *L. cintalapa* (grupo *Centralis*) no conformaron un grupo monofilético, por el contrario fueron agrupadas junto con *L. mexicana* (grupo *Mexica*) y el par *L. fuscipalpis* + *L.*

*curvipila* (grupo *Fuscipalpis*). Este último grupo fue recuperado como monofilético, soportado por la presencia de cláspers delgados y alargados (tipo *Fuscipalpis*) (C29-3, C30-3), no fusionados el hipandrio (C32-3) y una región entre los cláspers formando una placa subrectangular (C35-1).



**Figura 82.** Continuación del árbol de consenso estricto ( $k=5$ ). Los caracteres homoplásicos están señalados con círculos blancos y los cambios únicos en los estados del carácter con cuadros oscuros. Los números sobre los círculos indican el carácter, los números bajo los círculos los estados del carácter. Los números en negrilla sobre las ramas indican los soportes del clado (*Symmetric Resampling*). III indica el subclado III.

### 8.3. Relaciones de los géneros de la subfamilia Lachesillinae

Como grupo hermano del Clado B se encontró al género *Hemicaecilius* (Fig. 81), relación soportada por dos sinapomorfías no ambiguas, margen posterior del clunio no proyectado (C38-1) y ausencia de setas en lóbulos de la placa subgenital (C48-1). Estos resultados no coinciden con la hipótesis de García Aldrete & Mockford (2010, 1997) y García Aldrete (2008), quienes establecieron que *Nadleria* + *Hemicaecilius* formaban un grupo hermano soportado por la presencia de una vena transversa que une las venas Rs y M, vertex de la cabeza emarginado, paraproctos de machos con proceso medio, presencia de proceso en el epiprocto y un plan estructural similar en los cláspers. Estos caracteres no son exclusivos del par *Nadleria* + *Hemicaecilius*, ya que también son compartidos no solo con especies del grupo *Pedicularia*, sino también con otros grupos de especies del género *Lachesilla*.

Es importante mencionar que adicional a los géneros utilizados para la construcción de esta hipótesis filogenética, la subfamilia Lachesillinae cuenta con cuatro géneros asiáticos (*Zonolachesillus*, *Ceratolachesillus*, *Homoeolachesilla* y *Zangilachesilla*) que presentan similitudes morfológicas con las especies del género *Lachesilla* (García Aldrete, 2006) algunas de ellas pasando a ser sinonimias (Lienhard 2003), pero que no fueron incluidos en este análisis debido a la imposibilidad de contar con los ejemplares tipo y que las descripciones originales no presentan una información completa sobre los diferentes estados de carácter considerados en este análisis para la construcción de la matriz básica de datos.

A pesar de lo anterior, basado en las ilustraciones de las especies se pudo establecer que el género *Zonolachesillus* presenta cláspers reducidos a lóbulos no proyectados (tipo *L. falcicula*), falosoma con dos apodemas fusionados basalmente, paraproctos con proceso

medio y dos áreas bien definidas al igual que valvas externas bien desarrolladas y estrechas, caracteres diagnósticos del subclado BIII donde se incluyen entre otros a las especies del grupo *Andra* (sensu stricto y sensu lato) con varios representantes en la región asiática, entre ellas *L. falcicula*.

El género *Ceratolachesillus* podría ser asignado dentro del Clado B, ya que presenta clasps reducidos a lóbulos estilizados, falosoma con dos apodemas distalmente bifurcados, clunio con un proceso, tipo *L. huitoto* y *L. cerorma*, paraproctos sin proceso medio (*L. pedicularia* y especies del grupo *Forcepeta*), placa subgenital proyectada en dos lóbulos cortos con setas y valvas estrechas, bien desarrolladas.

Finalmente, no fue posible asociar o designar dentro de alguno de los clados o subclados establecidos en este análisis a los géneros *Homoeolachesilla* y *Zangilachesilla* ya que fueron establecidos con base en hembras micropteras, una condición observada en algunas especies del grupo *Pedicularia* y en *L. mexica* (grupo *Mexica*).

## 9. CONCLUSIONES

El género *Lachesilla* es un grupo parafilético, sin embargo, a pesar de la variación intraespecífica observada en algunas de las estructuras morfológicas analizadas, numerosas sinapomorfías compartidas hacen posible considerar como clados naturales a los grupos de especies *Centralis*, *Corona*, *Forcepeta*, *Fuscipalpis*, *Palmera*, *Palmicola*, *Q*, *Riegeli*, *Rufa*, *Sclera* y *Texcocana*.

Adicionalmente, es posible reconocer dos categorías taxonómicas o clados para el género, por un lado las especies del clado A, o *Lachesilla* sensu lato, que incluyen 83 especies del

grupo *Pedicularia*, al igual que las especies del género *Nadleria* y las especies del clado B, o *Lachesilla* sensu stricto, con alrededor de 227 especies clasificadas en 19 grupos.

Por otro lado, el grupo *Andra* puede ser clasificado en dos categorías: *Andra* sensu lato donde se incluyen las especies de los subgrupos I y II (Mockford & García Aldrete, 2010) y el grupo *Andra* sensu stricto, conformado por las especies de los subgrupos III y IV (Mockford & García Aldrete, 2010).

Para los grupos monotípicos *Clavicularis*, *Magnifica*, y *Szirakii* las relaciones no fueron soportadas (politomía), pero provisionalmente se pueden mantener como grupos de especies debido a que fueron establecidos con base a caracteres apomorficos y la ausencia de información complementaria de machos o hembras.

Los grupos *Patzunensis*, *Simojovelensis* y *Cerorma* que formaron cluster de especies con Riegeli + Forcepeta y Sclera respectivamente, posiblemente forman parte de estos, pero debido a la ausencia de caracteres complementarios de machos o hembras dificulta su inclusión dentro de alguno de los clusters.

## **10. RECOMENDACIONES**

La ambigüedad de algunos de los caracteres genitales y paragenitales utilizados en este estudio plantean la necesidad de explorar otros caracteres de estructuras morfológicas que no fueron analizadas debido a la forma de preservación de los especímenes (placas). Estas estructuras corresponden con la morfología torácica, principalmente la observación de suturas y distribución y/o abundancia de setas en este.

Como resultado del bajo soporte de algunos clados encontrado en este estudio y a pesar de que es discutible la comparación entre los métodos (dada su diferente naturaleza) es



recomendable utilizar métodos probabilísticos como reconstrucciones con Máxima Verosimilitud o Inferencia Bayesiana, que permitan corroborar o rechazar la hipótesis filogenética propuesta en este estudio.

También se recomienda realizar un análisis de evidencia total que combine el uso de caracteres morfológicos y caracteres moleculares que permita establecer una filogenia robusta. Para los caracteres moleculares se recomienda el uso de genes nucleares al igual que mitocondriales como los usados previamente para el estudio de las relaciones filogenéticas de las especies de Psocodea y cuya eficiencia a sido comprobada.

## **11. AGRADECIMIENTOS**

A la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, el Departamento de Biología y al Posgrado en Ciencias – Biología de la Universidad del Valle, por el apoyo para el desarrollo de la investigación. Al D.R.I.-Vicerrectoría de Investigaciones y el Posgrado en Ciencias – Biología de la Universidad del Valle por los recursos aportados para realizar el viaje a Ciudad de México y desarrollar la pasantía de Investigación en la UNAM. A la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM, por el préstamo de los especímenes utilizados en esta trabajo. A COLCIENCIAS por el apoyo como asistente de investigación del proyecto “Revisión Taxonómica y endemismo de los Psócidos (Insecta: Psocodea: “Psocoptera”) de áreas protegidas de Colombia (Codigo: 1106-659-44236). A Alberto Moreira Da Silva Neto e integrantes del G.I.E. por sus valiosos comentarios y discusiones. Finalmente a Nadia Rocío Calderón Martínez por el continuo apoyo en el trabajo de laboratorio, recolección de especímenes en campo, edición y elaboración del manuscrito final.

## 12. LITERATURA CITADA

- Badonnel, A. & A. N., Garcia Aldrete 1979. *Nadleria* un nouveau genre de Lachesillidae (Psocoptera) du Brésil. *Nouvelle Revue d'Entomologie* 9: 3-8.
- Badonnel, A. & A. N, Garcia Aldrete. 1980. Description de *Nadleria mockfordi* n.sp., avec complements sur le genre *Nadleria* et l'espece *Nadleria* alpha Badonnel et Garcia Aldrete (Psocoptera: Lachesillidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* 10: 229-233.
- Chapman, P. J. 1930. Corrodentia of the United States of America. I. Suborder Isotecnomera. *Journal of the New York Entomological Society* 38: 219-290.
- García Aldrete, A. N. 1974. A classification above species level of the genus *Lachesilla* Westwood (Psocoptera: Lachesillidae). *Folia Entomologica Mexicana* 27: 1-88.
- García Aldrete, A. N. 1976. Nuevas *Lachesilla* (Psocoptera: Lachesillidae) Neotropicales. *Folia entomológica mexicana* 34: 3-11.
- García Aldrete, A. N. 1981. The especies group *Palmicola* of the genus *Lachesilla* (Psocóptera, Lachesillidae) Neotropicales. *Folia entomológica mexicana* 47: 25-35.
- García Aldrete, A. N. 1982. Descriptions of new *Lachesilla* species and description of the female *L. magnifica* García Aldrete (Psocoptera, Lachesillidae). *Folia entomológica mexicana* 53: 43-65.
- García Aldrete, A. N. 1983. The *Lachesilla centralis* complex; descriptions and records of constituent species (Insecta: Psocoptera: Lachesillidae). *Folia entomológica mexicana* 55: 13-29.

- García Aldrete, A. N. 1985. The species of *Lachesilla* in the group “Texcocana” (Psocoptera: Lachesillidae). Description, records and relationships. *Folia entomológica mexicana* 65: 37-62.
- García Aldrete, A. N. 1986. The species group “Patzunensis” of the genus *Lachesilla* (Psocoptera: Lachesillidae). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología* 56(1): 53-72.
- García Aldrete A. N. 1990. Sistemática de las especies de *Lachesilla* en el grupo Rufa. Distribución geográfica y afinidades (Insecta: Psocoptera: Lachesillidae). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 61 (1): 13-97.
- García Aldrete A. N. 1996. A new species of *Nadleria* (Psocoptera: Lachesillidae) from the Tambopata reserved zone, Madre de Dios, Perú. *Entomological news* 107(1): 28-32.
- García Aldrete A. N. 1999. New North American *Lachesilla* in the Forcepeta group (Psocoptera: Lachesillidae). *Revista de Biología Tropical* 47(1-2): 163-188
- García Aldrete A. N. 2006. New genera of Psocoptera (Insecta) from Mexico, Belize and Ecuador (Psoquillidae, Ptiloneuridae, Lachesillidae). *Zootaxa* 1319: 1-14.
- García Aldrete A. N. 2008. *Ectolachesilla*, a new genus of Lachesillidae (Insecta: Psocoptera) from Amazonas, Brazil. *Entomological News* 119: 251-255.
- García Aldrete, A. N. 2009. New species and records of Psocoptera (Insecta) from Argentina. *Zootaxa* 2219: 1-17.

García Aldrete, A. N. 2010. New *Lachesilla* (Psocodea: 'Psocoptera': Lachesillidae) from Peru and Mexico, based on males with one clunial apophysis. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 481-484.

García Aldrete, A. N. 2011. A new species of *Lachesilla* (Psocodea: "Psocoptera": Lachesillidae) from Dominica, representing a new species group. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 309-314.

García Aldrete, A. N. 2014. A new *Lachesilla* from Chiapas, Mexico, representing a new species group (Psocodea: 'Psocoptera': Lachesillidae). *Duguesiana* 21 (1): 33-35.

García Aldrete, A. N & E. L., Mockford. 1997. The position of *Hemicaecilius* (Psocoptera: Lachesillidae) and description of a new species from Venezuela. *Entomological News* 108(2): 102-106.

García Aldrete, A. N. & E. L., Mockford. 2010. A new species of *Hemicaecilius* Enderlein based on a male from Cuzco, Peru (Psocodea:'Psocoptera': Lachesillidae). *Acta Zoológica Mexicana* 27(2): 419-423.

García Aldrete, A. N. & E. L. Mockford. 2011. The male of *Lachesilla* sulcate García Aldrete 1986 and a reappraisal of species group Patzunensis (Psocodea:'Psocoptera': Lachesillidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 117(4): 417-425.

García Aldrete, A. N. & E. L., Mockford. 2012. Psocoptera. Pags 548-566 en: Rafael, L, J. A., Melo, G. A., DE Carvalho, C. J., Casari, S. A. & Constantino, R. *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. Holos. Brasil.

Goloboff, P. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9 (1): 83-91.

- Goloboff, P., Farris, J. & K. Nixon. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19 (4): 324–332.
- Goloboff, P., Farris, J. & K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Johnson, K. P. & E. L., Mockford. 2003. Molecular systematics of Psocomorpha (Psocoptera). *Systematic Entomology* 28: 409-416.
- Li Fasheng. 1995. A new genus and four new species of Lachesillinae from China (Psocoptera: Psocomorpha, Lachesillidae). *Acta Entomologica Sinica* 38: 75–82.
- Li Fasheng. 2002. Psocoptera of China. Science Press. Beijing. 2 Vol. XLVI + 1976 pp.
- Lienhard, C. 1998. Psocoptères euro-méditerranéens. Faune de France 83. Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles 83: 1-517.
- Lienhard, C. 2003. Nomenclatural amendments concerning Chinese Psocoptera (Insecta), with remarks on species richness. *Revue Suisse de Zoologie* 110: 695-721.
- Lienhard, C. & C. N. Smithers. 2002. Psocoptera (Insecta). World catalogue and bibliography. Instrumenta Biodiversitatis V. Muséum d'histoire naturelle, Genève. 745p.
- Mockford, E. L. 1985. Systematics of the Genus *Nadleria* (Psocoptera: Lachesillidae) with Description of a New Species and Hypotheses on Evolution of Male External Genitalia in the Family Lachesillidae. *Annals of the Entomological Society of America* 78(1): 94-100.
- Mockford, E. L. 1986. Systematics of the genera of family Lachesillidae and species of *Lachesilla Pedicularia* group (Insecta: Psocoptera). *Manuscripto no publicado. Department of Biological Sciences, Illinois State University, United States Of America.* 17 p.

Mockford, E. L. 1993. North American Psocoptera (Insecta). Flora & Fauna Handbook No. 10. Sandhill Crane Press, Inc. Gainesville, Florida. Leiden. 455 p.

Mockford, E. L. & A. N., García Aldrete. 2010. A new species of *Lachesilla* Westwood (Psocoptera: Lachesillidae) in the andra group with a proposed classification of the andra group. *Zootaxa* 2335: 49–58.

Mockford, E. L. & D. M. Sullivan. 1986. Systematics of the graphocaeciliine psocids with a proposed higher classification of the family Lachesillidae (Psocoptera). *Transactions of the American Entomological Society* 112 (1): 1-80.

Nixon, K. C. 1999–2002. WinClada, version 1.00.08. Ithaca, NY: Published by the author.

Smithers, C. N. 1972. The classification and phylogeny of the Psocoptera. *Memoirs of the Australian Museum* 14: 1–349.

Yoshizawa, K. 2002. Phylogeny and higher classification of suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: ‘Psocoptera’). *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 371–400.

Yoshizawa, K. & K. P., Johnson. 2014. Phylogeny of the suborder Psocomorpha: congruence and incongruence between morphology and molecular data (Insecta: Psocodea: ‘Psocoptera’). *Zoological Journal of the Linnean Society* 171: 716-731.

### **13. ANEXOS**

**Anexo 1.** Matriz de datos usada en el análisis filogenético de los grupos de especies del género *Lachesilla*. El signo "?" corresponde a los datos faltantes, "-" corresponde a los datos inaplicables. "\*" corresponden a los grupos externos de la familia Ectopsocidae, y las subfamilia Lachesillinae y Eolachesillinae.

spp./No. carácter	1	10	20	30	40	50	60	70
* <i>E. thomtoni</i>	00010100 -	000010 - - -	- 1000120 - -	- - - - - 000 -	100010000	1 00 - - 00010000	10000100000	1
* <i>Waoraniella</i> sp.	20101000 -	000010 - - -	- 1010110 - -	- - - - - 100 -	0001105 - 0	1 00 - - 01010000000000	0	0
* <i>Ec. ariasi</i>	211001 ???	??? ???	??? ???	??? ???	??? ???	1 00 - - 02110010000000	1	1
* <i>H. smithersi</i>	210000111 -	1001010 - 0	- 11001110 1	011 - 00110 -	101100110 0	00 - - 021110000010000	1	1
* <i>H. cuzcoensis</i>	210000111 -	10010 ???	???	10001110 1	011 - 00110 -	10110 ???	??? ???	??
* <i>Nadleria</i> sp.	10100012 -	0 1102110 - 0	- - 00000010 0	000 - 00100 -	011100200 1	00 - - 021001001000000	0	0
* <i>N. mariateresae</i>	10100012 -	0 1102110 - 0	- - 00000010 0	000 - 00100 -	011100200 1	00 - - 021001001000000	0	0
<i>L. punctata</i>	211011010 -	21022112 -	- - 10000011 2	031 - 11110 -	11110111 1	1 00 - - 1231000002010100	1	1
<i>L. falcicula</i>	21100102 -	3 210222 - - -	0 012000015 6	021231110 -	111101311 1	00 - - 0211000002010000	1	1
<i>L. tehuatlensis</i>	21100102 -	3 210222 - - -	1 010011215 6	021131110 -	1111014 - 1	1 00 - - 0211000002010000	1	1
<i>L. dentata</i>	211011010 -	21022112 -	- - 10000011 2	031 - 11110 -	111101110 1	00 - - 1231000002010100	1	1
<i>L. centralis</i>	21100110 -	- 110212 - - -	0 012011115 6	021121110 -	1111015 - 0	1 00 - - 0211000002110000	1	1
<i>L. cintalapa</i>	21100110 -	- 11021110 -	- - 15011115 6	021121110 -	1111015 - 0	1 00 - - 0211000002110000	1	1
<i>L. ceroma</i>	21101102 -	3 110212 - - -	0 110110015 6	021221111 1	11110 ???	??? ???	??	??
<i>L. corona</i>	21101110 -	- 11021111 -	- - 10001111 1	221 - 11110 -	1011005 - 1	1 010002110000010000	1	1
<i>L. picticeps</i>	21101102 -	3 110212 - - -	0 010011115 6	021121110 -	1011005 - 1	1 0110021100000010000	1	1
<i>L. hermosa</i>	21101112 -	3 110212 - - -	1 010011115 6	021121110 -	1111005 - 1	1 0100021101000010000	1	1
<i>L. clavicularis</i>	211001 ???	??? 100212 - - -	0 010000013 2	031 - 11110 -	10110 ???	??? ???	??	??
<i>L. fuscipalpis</i>	21100112 -	3 110212 - - -	0 010111113 3	031 - 11110 -	1111014 - 0	1 00 - - 0211000002110000	1	1
<i>L. curvipila</i>	21100110 -	- 110212 - - -	0 015011113 3	031 - 11110 -	111101510 1	10 - - 0211000002110000	1	1
<i>L. forcepeta</i>	21100100 -	- 301 - - 10 - 2	- - 10000011 2	031 - 11110 -	101110201 1	00 - - 02210000000000	1	1
<i>L. falcata</i>	21100100 -	- 201 - - 10 - 2	- - 10000011 2	031 - 11110 -	101110201 1	00 - - 022100000010000	1	1
<i>L. ariasi</i>	21100100 -	- 201 - - 10 - 1	- - 10001211 2	031 - 11110 -	101110211 1	00 - - 022100000010000	1	1
<i>L. carinata</i>	211001011 -	201 - - 10 - 1	- - 14101211 2	031 - 11110 -	101110201 1	00 - - 022100000010000	1	1
<i>Lachesilla</i> sp.	21100102 -	2 201 - - 110 -	- - 13001111 2	031 - 11110 -	10110 ???	??? ???	??	??

Anexo 1. Continuación.

spp./caracteres	1	10	20	30	40	50	60	70
<i>L. magnifica</i>	21100112-	3110212---	0010110015	6021131110	-1011005-0	100--02110000211000001		
<i>L. mexicana</i>	21101010-	11021110-	-10111215	6021121110	-111101210	100--02110000211100001		
<i>L. bicornata</i>	21100102-	31002110-2	-10101013	3031-11110	-1011005-1	100--0211000001000001		
<i>L. pereironum</i>	21100102-	31002110-2	-12000013	3031-11110	-101100211	100--0211000001000001		
<i>L. palmicola</i>	211001011	-100212---	1010001015	6021121110	-1011005-1	110--02410001211000001		
<i>L. caecilioides</i>	211001???	???	???	???	???	110--12410001211000001		
<i>L. patzumensis</i>	211000???	???	???	???	???	100--02210000211000001		
<i>L. tropica</i>	211001111	-1002110-1	-10010012	4031-11100	-1011015-1	100--02210000211100001		
<i>L. guayaquilensis</i>	211001111	-100212---	0110010013	4031-11100	-1011015-1	100--02210000211100001		
<i>L. riegeli</i>	211001111	-1002110-1	-10011212	4011-11100	-1011014-1	100--0221000001000001		
<i>L. cupressicola</i>	21101100-	-300312---	0010111214	5011-11100	-1011015-1	1012102110100211000001		
<i>L. rufa</i>	21101100-	-30031110-	-10111211	2011-11100	-1011015-1	1012102110100211100001		
<i>L. newi</i>	21101100-	-300312---	0010001114	5031-11100	-1011015-1	1012002110100211000001		
<i>L. bifurcata</i>	21100112-	3110212---	1110111115	6021021110	-111101211	110--02110100311000001		
<i>L. sulcata</i>	21100110-	-110212---	1010101115	6021021110	-111101211	110--02110100311000001		
<i>L. simojovelensis</i>	211011???	???	???	???	???	100--02110100311000001		
<i>L. szirakii</i>	211001???	???	???	???	???	100--02110100001000001		
<i>L. monticola</i>	211011011	-110212---	0010001215	6021031110	-1111015-0	100--02110020011000001		
<i>L. texcocana</i>	211011011	-110212---	0010001215	6021031110	-1111015-0	100--02110020011000001		
<i>L. pedicularia</i>	211001010	-111--10-0	-00000010	0001-00103	0111005-0	100--0211000001000001		
<i>L. huitoto</i>	21100112-	11102110-0	-00000010	0000-00101	011100000	100--02110000101000001		
<i>L. veneper</i>	21100112-	01102010-0	-00000010	0000-00100	-011100300	100--02110000101000001		
<i>L. xalapensis</i>	211001012	-1102110-0	-00000010	0101-00100	-111100300	100--021100001000000001		
<i>L. tlapaensis</i>	211001012	-1102110-0	-00000010	0101-00102	011100300	100--021100001000000001		
<i>Lachesilla</i> sp. 3	21101112-	3110212---	0110001211	2011-10110	-1111014-0	100--02110100211111111		
<i>Lachesilla</i> sp. 7	21101102-	3110212---	0111101211	2011-10110	-1111014-0	100--02110100211111111		